









VIII. Capitel.

Keimblätterbildung.

I. Zur Keimblätterbildung im Allgemeinen.

1. Ueber Eibau und Furchung.

Bevor wir auf die verschiedenen Typen der Keimblätterbildung, wie sie für die Metazoen bisher festgestellt worden sind, näher eingehen, wird es dienlich sein, gewisse allgemeine Grundsätze über Eibau und Furchung näher ins Auge zu fassen. Wir betrachten zunächst:

I. Die Zeit des Auftretens der axialen Differenzirungen der Eizelle. Bekanntlich hat HAECKEL (1877) in seinen „Studien zur Gastraea-Theorie", dem damaligen Stande der Kenntnisse entsprechend, für den von ihm als Urtypus betrachteten Entwicklungsmodus (die primordiale Furchung und die Archigastrula) das Auftreten axialer Differenzirungen im Keim in ein verhältnissmässig spätes Stadium der Entwicklung verlegt. Das befruchtete Ei (Archimonerula) erscheint als ein völlig isotropes Gebilde. Auch die darauffolgenden Stadien (Archicytula, Archimorula und Archiblastula) werden als homaxone Organismen beschrieben. Erst mit dem Auftreten der Gastrula-Einstülpung an einer „physiologisch determinirten, aber morphologisch noch nicht differenzirten Stelle" der Oberfläche soll die erste Axenbildung im Keim, der Gegensatz zwischen oralem und aboralem Körperende gegeben sein. Mit zunehmender Erkenntniss der entwicklungsgeschichtlichen Processe wurde aber das erste Auftreten axialer Differenzirungen allgemein in immer frühere Stadien der Ontogenese, vielfach in das befruchtete Ei zurückverlegt, wie dies ja auch schon von HAECKEL für die inäquale Furchung gethan worden war. Man erkannte, dass die einzelnen Fälle sich fast immer letzterem Typus nähern und dass ein derartig isotroper Eibau, wie er oben gekennzeichnet ist, wahrscheinlich nirgends realisirt ist. Ist ja doch das Ei von Amphioxus, welches so lange Zeit als bestes Paradigma für jenen Primordialtypus gegolten hat, nicht bloss nach der Richtung der Hauptaxe (animal-vegetativ), sondern auch schon bilateral-symmetrisch differenzirt. Es hat sich ergeben, dass ein echter äqualer Furchungstypus wohl kaum irgendwo zu beobachten ist, dass in den meisten Fällen geringfügige Differenzen zwischen den Blastomeren der vegetativen und der animalen Sphäre zu erkennen

sind, daher HATSCHEK unter Berücksichtigung dieser Thatsache für diesen Typus den Terminus: adäqualer Typus eingeführt hat. Derzeit muss es als fraglich hingestellt werden, ob es irgend eine Metazoenform giebt, deren befruchtete Eizelle wirklich homaxon gebaut ist. Ohne uns auf eine weitläufige Kritik der einzelnen etwa hier in Frage kommenden Fälle einlassen zu wollen, glauben wir es aussprechen zu dürfen, dass das Stadium der befruchteten Eizelle der Metazoen im Allgemeinen als ein monaxon heteropoles Gebilde zu betrachten ist, dass die Differenzirung einer primären Eiaxe mit animalem und vegetativem Pole immer bereits in diesem Stadium gegeben ist[1]). Wenigstens werden wir ein derartig gebautes Ei als Primärtypus ansehen dürfen. Für die Arthropoden, deren centrolecithale Eier mit superficieller Furchung vielfach den Eindruck eines homaxon gebauten Gebildes erwecken, kann es wohl kaum zweifelhaft sein, dass sie von Formen mit telolecithalen Eiern abzuleiten sind, und man darf wohl annehmen, dass es sich hier nur um scheinbar homaxone Bildungen handelt. Am ehesten möchten jene Cölenteraten, bei denen eine der verschiedenen Formen multipolarer Entodermbildung nachgewiesen ist, hier in Frage kommen. Die etwaige excentrische Lagerung des ersten Furchungskerns kann an und für sich noch nicht als ein Hinweis auf eine entsprechende axiale Differenzirung des Eiplasmas betrachtet werden. Seine Lage könnte eine vom plasmatischen Eibau unabhängige sein. Der Beweis, dass bei homolecithalen Eiern der erste Furchungskern stets im Centrum gelegen sein müsse, ist noch nicht erbracht. Dagegen ist die Thatsache nicht ohne Bedeutung, dass bei einigen Formen der hier in Frage kommenden Cölenteraten inäquale Eifurchung beobachtet wird (so bei Aglaura hemistoma und gelegentlich auch bei Polyxenia leucostyla nach METSCHNIKOFF S. 1886, ferner bei Aurelia marginalis nach HYDE F. 1894)[2]). Aus diesen Thatsachen ist zu schliessen, dass dem Ei der Cnidarier allgemein ein monaxon heteropoler Bau zukommt.

Im Allgemeinen also werden wir daran festhalten dürfen, dass dem befruchteten Ei der Metazoën ein polarer Bau zukommt, sowie dass der animale Pol durch die Lage der Richtungskörperchen gekennzeichnet ist. Von letzterer Regel machen — wie es scheint — die Ctenophoren eine Ausnahme, bei denen nach HATSCHEK (p. 24) die Richtungskörperchen am vegetativen Pole und später an den Macromeren gefunden werden.

Vielleicht ist eine solche Polarität sämmtlichen Zellen des Metazoenkörpers ursprünglich eigenthümlich. Wenn wir die Gewebsform des Epithels als die primäre betrachten, so kommt jeder Zelle eine freie und eine basale Seite zu, welche durch die Fähigkeit der Production bestimmter Zellorgane characterisirt wird. Schon seit Langem hat HATSCHEK und dann RABL (Verh. Anat. Ges. 1889, p. 39) auf diese Art

---

1) Vielfach ist in diesem Stadium bereits auch die bilaterale Symmetrie bestimmt.

2) Die Literaturangaben sind durch die beigefügte Jahreszahl gekennzeichnet. Ist nur die einfache Jahreszahl dem Autornamen beigesetzt, so ist die betreffende Arbeit in dem Literaturverzeichniss dieses Capitels zu suchen. Ein S vor der Jahreszahl bedeutet, dass die Angabe im Speciellen Theile dieses Werkes enthalten ist. Ein F vor der Jahreszahl deutet an, dass die Angabe sich in der Literatur des vorhergehenden Capitels (Furchung) findet.

von Polarität der Körperzellen der Metazoen hingewiesen. Wenn wir als Ausgangsform der Metazoen an eine Flagellatencolonie wie etwa Volvox denken, so zeigt auch hier jede Zelle ein freies und ein inneres der Gallerte zugewendetes Ende und ist der Zellkörper dementsprechend polar differenzirt. Bei einer solchen Betrachtungsweise würde sich die Frage für die Eizelle dahin zuspitzen, ob diese primäre Polarität in den Keimzellen in allen Stadien erhalten bleibt, oder ob sie vorübergehend, etwa in den Oogonien, verschwindet, um später aufs Neue aufzutreten.

Was die prospective Bedeutung dieser differenten Regionen der Eizelle anbelangt, so ist sie durch die seit CARL ERNST V. BAER übliche Bezeichnung „animaler" und „vegetativer" Pol ungefähr gekennzeichnet. Diese Termini sind wenigstens insofern gerechtfertigt, als sich in vielen Fällen am animalen Pole ein apicales Sinnesorgan ausbildet, während vom vegetativen Pole aus sehr häufig die Anlage des Urdarms erfolgt.

Wenn wir daran festhalten, dass in der Regel im befruchteten Ei schon die Primäraxe, die Sonderung in animale und vegetative Hälfte gegeben ist, so erhebt sich die Frage, ob diese Differenzirung vielleicht in der Periode der Vorentwicklung dem Ei inducirt wird, ob der Vorgang der Befruchtung oder die Ausstossung der Richtungskörperchen für das Auftreten dieser Polarität verantwortlich zu machen seien. Wir haben diese Frage schon früher an verschiedenen Orten (Allgem. Th., p. 87 ff., p. 196 ff.) behandelt.

Was den Einfluss des Befruchtungsvorganges anbelangt, so müssen wir auseinanderhalten: seine eventuelle Bedeutung für die Herstellung jener hier in Frage kommenden Polarität in der Richtung der Hauptaxe und seine eventuelle Bedeutung für die Induction der Bilateralität des Keimes. Was den letzteren Punkt anbetrifft, so konnte es nach den Erfahrungen von ROUX und BRACHET am Amphibienei als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass die bilaterale Anordnung der Eisubstanzen von der Bahn des Spermakernes im Ei abhängig sei, während CERFONTAINE für Amphioxus nachgewiesen hat und CONKLIN für die Ascidien vermuthet, dass bei diesen Formen die Bilateralität schon vor der Befruchtung etablirt sei, so dass also die Bahn des Spermakerns hier durch eine schon vorhandene Eistructur bestimmt wird. Die neueren Erfahrungen an den verschiedensten Eiern von Evertebraten (so besonders bei den Formen mit Spiraltypus) berechtigen uns, dieses Ergebniss zu verallgemeinern. Wir möchten annehmen, dass auch bei den Amphibien die Bilateralität des Keimes schon vor der Befruchtung vorhanden ist, wie seiner Zeit bereits O. SCHULTZE vermuthet hat.

Die polare Differenzirung der Eizelle in der Richtung der Hauptaxe wird jedenfalls durch die Vorgänge der Befruchtung nicht beeinflusst, sondern ist wohl immer schon früher gegeben. Was den Eintritt der Reifungstheilungen und ihren Einfluss auf die Eistructur anbelangt, so haben die neueren Untersuchungen von BOVERI für Strongylocentrotus (F. 1901), von CONKLIN für Styela (F. 1905), von LILLIE für Chaetopterus (F. 1906)[1] u. A. dargethan, dass mit dem Zusammenbruch des Keimbläschens und dem Austritt von Nuclearsubstanzen in das Eiplasma ein mächtiger Reiz gegeben ist, der zu wichtigen Substanzumordnungen im Inneren des Eies führt. Erst

1) Vgl. das Literaturverzeichniss zum VII. Capitel: Furchung.

mit diesem Momente wird die Herstellung der definitiven Schichtung der verschiedenen Substanzen des Eiinhaltes eingeleitet. Immerhin werden wir aber daran festhalten dürfen, dass eine gewisse Polarität der Eizelle (Intimstructur nach Driesch) schon vorher gegeben ist und dass der Ort der Richtungskörperchenbildung von dieser abhängt. Wenn wir uns nach dieser Hinsicht ziemlich bestimmt ausdrücken, so geschieht dies deshalb, weil neuere Untersuchungen deutlich darauf hinweisen, dass die Polarität der Eizelle schon spätestens im Wachsthumsstadium der Oocyte I. O. zum Ausdrucke kommt. Es liegt eine Reihe von Beobachtungen vor, aus denen hervorgeht, dass die Polarität der Eizelle durch die Lage derselben im Ovarium, durch die Art ihrer Anheftung an der Gonadenwand bestimmt wird. Boveri hat für Strongylocentrotus (F. 1901) erwiesen, dass die Richtungskörperchen sich an jenem Pole der Eizelle bilden, mit welchem dieselbe an der Wand des Ovariums befestigt war. Ein an der Gallerthülle der abgelegten Eier erkennbarer Canal führt auf den animalen Eipol zu. Dieser Canal ist gewissermaassen das negative Abbild des in früheren Stadien an dieser Stelle vorhandenen Anheftungsstieles. Es wäre von Interesse, wenn es möglich wäre, für das Amphioxus-Ei zu ähnlich bestimmten Ergebnissen zu gelangen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass es mit den Verhältnissen der Echiniden übereinstimmt. Dagegen treten die Formen mit Spiralfurchung zu den Echiniden dadurch in einen Gegensatz, dass bei ihnen der Richtungskörperchenpol dem Anheftungsstiele der Oocyte gegenüber liegt. Dieses wurde für Nemertinen-Eier von C. B. Wilson 1899 (vgl. auch E. B. Wilson F. 1903), für die Eier von Lamellibranchiaten von Stauffacher (F. 1893) und Lillie (F. 1895), von Gastropoden von Conklin (F. 1897 und 1903) und für das Annelid Chaetopterus von Lillie (F. 1906) festgestellt. Sonach scheint für die verschiedenen Gruppen der Thiere keine einheitliche Regel bezüglich der hier in Frage kommenden Verhältnisse vorzuliegen. Dass Conklin versucht hat, die Inversion des Furchungstypus bei sinistral gewundenen Pulmonaten aus einer Veränderung des Ortes der Richtungskörperchenbildung zu erklären, haben wir oben (p. 109) erwähnt.

Wir können vielleicht dieses Ergebniss verallgemeinern, indem wir feststellen, dass das Auftreten der polaren Differenzirung der Eizelle wohl allgemein in sehr frühe Stadien der Oogenese zu verlegen ist und sich von der Lage der Eizelle (Oogonien resp. Oocyten I. O.) im Ovarium herleitet. Ja, es wird vielleicht im Sinne der oben (p. 168) erwähnten Ausführungen die Vermuthung gestattet sein, dass die polare Differenzirung, wie sämmtlichen Zellen des Metazoenorganismus, so auch den Keimzellen als ursprüngliches inhärentes Merkmal zukommt, so dass wir von einem Zustande der Keimzellen, welchem diese Polarität nicht zuzuerkennen ist, überhaupt abzusehen hätten. Es stützt sich diese Vermuthung auf jene Fälle, in denen die ersten Entwicklungszustände des betreffenden Organismus, wie z. B. in der Blastula und Gastrula des Amphioxus, überhaupt nur aus Epithelien bestehen, daher hier den Urkeimzellen, wie den übrigen Zellen, der polar differenzirte Character der Epithelzellen (Unterscheidung von einer freien und einer basalen Seite der Zellen) zuerkannt werden muss. Es ist zuzugeben, dass in vielen anderen Fällen, so besonders in jenen, welche eine frühzeitige Trennung von Keimzellen und

somatischen Zellen erkennen lassen, keine Anhaltspunkte für eine solche, allen Stadien der Oogenese zuzusprechende Polarität der Keimzellen gegeben sind.

Ein weiterer Gegenstand, der eine kurze Besprechung verlangt, ist

II. Die Richtung der Theilungen während der Furchung. Wie wir im Capitel „Furchung" gesehen haben, ist in vielen Fällen für die Richtung der Theilungen die sog. Perpendicularitätsregel (p. 55) massgebend. Sie besagt, dass die Richtung der Theilung einer Furchungskugel senkrecht steht auf die Richtung der vorhergehenden Theilung und findet ihren Ausdruck in der regelmässigen Aufeinanderfolge von Meridional- und Aequatorialfurchen beim Radiärtypus und von dexiotropen und läotropen Theilungen beim Spiraltypus. Diese Regel fällt mit dem von Sachs aufgestellten Princip der rechtwinkligen Schneidung der Theilungsebenen zusammen, welches wieder als ein specieller Fall der Hertwig'schen Theilungsregeln betrachtet werden kann (vgl. Allg. Th., p. 183—195, und E. B. Wilson, The Cell in Development and Inheritance, 2. Aufl., 1900, p. 362 ff.). Sachs hat aus der Betrachtung der Theilungsrichtungen in wachsenden Pflanzentheilen das auch von Rauber für die Furchungsstadien des thierischen Eies geltend gemachte Princip abgeleitet, dass die durch die Theilungsrichtungen umschriebene Gestalt der einzelnen Zelle im Organismus bis zu einem gewissen Grade von der Configuration des Ganzen abhängig sei. Sachs bezeichnet jene Theilungsebenen, welche zur Oberfläche des wachsenden Gebildes senkrecht gestellt sind, als Antiklinen, während Theilungsebenen, welche der Oberfläche parallel gerichtet sind, als Periklinen benannt werden. Bei einem kugelförmigen Ei werden die Antiklinen sämmtlich gegen den Mittelpunkt der Kugel zustreben, während die Periklinen als Theile einer mit der Oberfläche concentrisch gelagerten Kugelfläche erscheinen werden. Wir können an der Eizelle in diesem Sinne radiale und tangentiale Theilungen unterscheiden. An einem durch den Mittelpunkt des kugelförmigen Furchungsstadiums geführten Schnitte werden nämlich die Antiklinen radiale Lagerung einnehmen, während die Periklinen zu einer an dem entsprechenden Punkte der Eioberfläche gezogenen Tangente parallel erscheinen werden.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle treten nun während der Furchung nur Antiklinen, also ausschliesslich radiale Theilungen auf. Hierauf beruht es, dass im Blastulastadium die Zellen an der Oberfläche des Keimes in einfacher Schicht angeordnet erscheinen. Würden die Blastomeren bei dieser Vermehrung von radialen Theilungswänden keine weitere Gestaltveränderung erleiden, so müssten sie schliesslich zu hohen Pyramiden werden, welche mit ihren Spitzen im Mittelpunkt des Keimes zusammenstossen, ein Verhalten, welches für die Sterroblastula von Lucernaria (vgl. unten Fig. 114) von Bergh thatsächlich nachgewiesen wurde. In den meisten Fällen bewirkt jedoch das Abrundungsbestreben der Furchungskugeln, dass sie sich gegen die Oberfläche des Keimes zurückziehen, wodurch das Auftreten eines im Inneren sich ausbildenden Hohlraumes (Blastocöl) verursacht erscheint (Fig. 110 u. 111).

Tangentiale Theilungen, welche zum Auftreten von Periklinen und in Folge dessen zu einer zwei- bis mehrschichtigen Anordnung von Blastomeren führen würden, finden sich während der Furchung

im Allgemeinen nur in gewissen seltenen Ausnahmefällen. Sie treten auf bei jenen etwas zweifelhaften Stadien der Cölenteraten, welche als Morula bezeichnet werden, auf die wir im Nächstfolgenden zurückzukommen haben, ferner bei der holoblastischen und meroblastischen Furchung der Vertebraten, bei denen die Wand der Keimblase frühzeitig mehrschichtig wird. Im Einzelnen werden uns die durch die verschiedene Lagerung der Theilungsebenen resultirenden Configurationen in einem folgenden Abschnitte „über die Endstadien der Furchung" zu beschäftigen haben.

2. Die Keimblätterlehre.

Auf die Furchung folgt als nächste Periode der Entwicklung die Keimblätterbildung. Das Blastulastadium resp. die ihm zu vergleichenden Endstadien der Furchung (vgl. p. 199) steht zwischen beiden Entwicklungsperioden in der Mitte. Bezeichnet es einerseits den Abschluss des Furchungsprocesses, so ist es andererseits der Ausgangspunkt für die der Keimblätterbildung zuzurechnenden Umwandlungsprocesse.

Wenn in der Periode der Furchung das rein Promorphologische (die Axen- und Symmetrieverhältnisse des Keimes) zum Ausdrucke kommt, so ist die Periode der Keimblätterbildung der Hervorbringung des Schichtenbaues des Körpers gewidmet. Für uns sind die Keimblätter sonach die Anlagen bestimmter Körperschichten bei normaler Eientwicklung. Um was für Körperschichten es sich hierbei handelt, das wird im Einzelnen immer durch den betreffenden Entwicklungsgang selbst gekennzeichnet. Die ausgebildeten Formen zeigen vielfach einen ziemlich komplicirten Schichtenbau. Wir erinnern an die durch mehrfache Faltenbildungen der Ursegmentwände sich herausgestaltenden Körperschichten des Amphioxus, deren Genese durch Hatschek erkannt wurde (vgl. Spec. Th., III, p. 1455). Es handelt sich hier offenbar um secundäre Umformungen einer ursprünglich einheitlichen Körperschicht. In diesem Sinne könnten wir auch die Keimblätter als Anlagen der primären Körperschichten bei normaler Eientwicklung bezeichnen.

Im Allgemeinen sind die Keimblätter die ersten an dem Blastulastadium kenntlich werdenden Differenzirungen. Diese Regel ist indess nicht ohne Ausnahmen. So werden z. B. bei Eupomatus die Wimpern des Prototrochs schon im Blastulastadium entwickelt. Bei den Lamellibranchiaten wird die Schalendrüse frühzeitig entwickelt etc. Derartige Ausnahmen rechnen wir natürlich nicht mit zur Keimblätterbildung. Wir erkennen sie als solche daran, dass sie nicht zur Hervorbildung einer für den Schichtenbau der betreffenden Form oder Gruppe wesentlichen Körperschicht führen. Die Frage nach der Homologie der Keimblätter würde sich sonach auf die Frage reduciren, ob die ersten Differenzirungsvorgänge an der Blastula zweier verschiedener Formen in übereinstimmender oder doch wenigstens auf einander zurückführbarer Form ablaufen und ob sie zu dem gleichen Resultate, zur Hervorbringung identischer Körperschichten führen. Ueberhaupt kann die Homologie zweier verschiedener Bildungen dann als erwiesen gelten, wenn ihr Ursprung, die Art ihrer Umformung und ihr endgültiges Schicksal übereinstimmen oder doch in irgend einer Weise vergleichbar sind.

Die Keimblätter sind sonach für uns durch die Art ihres Ursprunges und durch ihre prospective Bedeutung bei normaler Eientwicklung bestimmt. Wo eines dieser beiden Kriterien in Wegfall kommt, wird es einer besonderen Untersuchung der speciellen Verhältnisse des betreffenden Falles anheimgestellt sein, nach welcher Richtung wir Homologien statuiren dürfen. Hierfür zunächst ein Beispiel nach Braem: Die Bildung des primären Mesenchyms in der Echiniden-Blastula ähnelt ausserordentlich jener polaren Einwucherung, welche bei vielen Hydroiden, z. B. Aequorea, zur Entodermbildung führt. Hier ist bei gleicher Ursprungsweise die prospective Bedeutung eine verschiedene. Eine Ueberlegung der Umstände des Falles, so besonders das Vorkommen einer echten Entodermbildung im Echinidenkeim führt uns hier dazu, bei aller Uebereinstimmung der Anfangsprocesse die Homologie in Abrede zu stellen. Wir sprechen daher im einen Fall von Mesenchymbildung, im anderen von Entodermbildung. Es kann auch der umgekehrte Fall vorkommen, dass nämlich auf verschiedenen Wegen das gleiche Endresultat erreicht wird. Auch in diesem Falle wird es einer Abschätzung der speciellen Verhältnisse, einer besonderen Berücksichtigung aller secundären Merkmale anheimgestellt sein, ob wir von einer Homologie der beiden in Frage kommenden Formenreihen sprechen dürfen oder nicht.

Ueber die Gestalt der Keimblätter lässt sich im Allgemeinen nichts aussagen. Es können Epithelschichten, Zellaggregate verschiedener Art, zerstreute Kerne in einer gemeinsamen Dottermasse sein. Eventuell kann ein Keimblatt auch nur durch ganz wenige Zellen vertreten sein. Für uns ist ein Keimblatt nur irgend ein abgegrenztes Zellaggregat, welches bei normaler Eientwicklung einer bestimmten Körperschicht den Ursprung giebt.

Der Begriff der Keimblätter wurde für die normale Eientwicklung aufgestellt, und nur für diese hat er eine bestimmte Bedeutung. Die Frage der Homologie der Keimblätter reducirt sich sonach auf die Frage, ob bei normaler Entwicklung aus dem Ei auf das Blastulastadium Differenzirungsprocesse folgen, welche bei verschiedenen Formen vergleichbar sind und zur Ausbildung des gleichen Endresultates führen. Es handelt sich sonach um die prospective Bedeutung der in Frage kommenden Zellgruppen bei normaler Entwicklung aus dem Ei. Ueber die prospectiven Potenzen der einzelnen Keimblätter ist hiermit gar nichts ausgesagt oder entschieden. Die Frage nach der Homologie der Keimblätter darf nicht verwechselt werden mit der Frage nach der Specification derselben. Wir wissen, dass die entwicklungsmechanischen Fähigkeiten der Keimblätter, ihre latenten Potenzen oft sehr weitgehende sind, dass sie vielfach über die Grenzen der Fähigkeiten hinausgehen, welche das betreffende Blatt bei normaler Eientwicklung documentirt. Wir wissen auch, dass die Potenzen vielfach von Form zu Form, von Gruppe zu Gruppe verschiedene sind und dass sich über ihr Bereich im Allgemeinen nichts festsetzen lässt. Es ist Sache der experimentellen Methode, für jeden einzelnen Fall festzustellen, wie weit diese Potenzen wirklich gehen. Das Vorhandensein solcher Potenzen hat mit der Frage der Homologie der Keimblätter bei normaler Entwicklung nichts zu thun. In der Embryologie können nur Processe mit einander in Parallele gesetzt werden, die wirklich mit einander vergleichbar sind. Die Vorgänge der Regeneration und

der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vollziehen sich mit anderen Mitteln und gehen von ganz anderen Ausgangspunkten aus, als die normale Eientwicklung. Sie sind ihr also nicht direct zu vergleichen, wenngleich sie in letzter Linie auf dieselben causalen Grundlagen zurückzuführen sein mögen. Wenn sich daher bei regenerativen Vorgängen Potenzen geltend machen, welche an den Keimblättern bei normaler Eientwicklung nicht zu erkennen sind und durch deren Bethätigung scheinbar die den einzelnen Keimblättern gesteckten Grenzen durchbrochen werden, so hat diese Beobachtung mit der Frage nach der Homologie der Keimblätter nichts zu thun. Keimblätterbildung ist ein Vorgang der normalen Eientwicklung und die Frage bezüglich ihrer Homologie nur die, ob diese Processe bei den verschiedenen Gruppen der Metazoen mit einander vergleichbar sind oder nicht.

Vielfach werden die Keimblätter als Primärorgane oder Primitivorgane des Embryos bezeichnet. Es wird auch angegeben, dass diese Bezeichnungsweise auf Karl Ernst v. Baer zurückgehe. Wir können aber in dem Werke: „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere“ des genannten Autors nichts darauf Bezügliches finden. Karl Ernst v. Baer spricht von Fundamentalorganen. Er versteht darunter die ersten röhrenförmigen Bildungen, welche durch Einkrümmung der verschiedenen Schichten des Wirbelthierkeimes zur Entwicklung kommen, also das Neuralrohr, das primäre Darmrohr und die Cölomanlage (vgl. Scholion IV, p. 164). Der Ausdruck „Fundamentalorgane“ hat in dieser Verwendungsweise einen guten Sinn. Denn es handelt sich wirklich um Anlagen von Organen oder Organcomplexen, welche sich zu bestimmten Organen des ausgebildeten Zustandes umbilden und bei ihrem ersten Auftreten bereits den Grundtypus der Gestalt des betreffenden Organs erkennen lassen. Die Verwendung des Ausdruckes „Primitiv-Organe“ für die Keimblätter des Embryos scheint auf Haeckel zurückzugehen. (Studien zur Gastraeatheorie, IV, Nachträge, 1877, p. 258; auch im 11. Bd. (Neue Folge, 4. Bd.) der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1877, p. 86.)

Dem Satze, dass die Keimblätter als Primitivorgane des Embryos zu betrachten seien, hängt eine gewisse Unklarheit an. Wenn damit nur zum Ausdrucke gebracht werden soll, dass die Keimblätter die ersten am Embryo nach Ablauf der Furchung erkennbaren Differenzirungen darstellen, so fehlen uns dabei Kriterien, wonach wir entscheiden könnten, welche Differenzirungen wir unter diesen Begriff subsumiren können und welche nicht.

Bei einem Organ denken wir an seine Function. Welche Functionen können wir den Primitivorganen des Embryos zuschreiben resp. durch welche Functionen werden diese Organe als solche characterisirt? Man könnte bei dem primären Ectoderm an respiratorische Functionen, an die Vermittlung des Gasaustausches des Embryos denken. Man wird ihm auch mit Rücksicht auf den Umstand, dass es sich vielfach frühzeitig mit Geisseln oder Wimpern bedeckt, eine Beziehung zu den ursprünglichen Bewegungsfunctionen des Embryos und im Zusammenhang damit die Functionen der Reizperception zuschreiben dürfen. Man wird wenigstens annehmen können, dass diese Functionen, die ja dem äusseren Keimblatt zur Bezeichnung eines Organes der animalen Sphäre verholfen haben, in ihm zu intensiverer Bethätigung kommen,

als in den übrigen Schichten des Keimes. Dagegen möchte im Entoderm die vegetative Function der Ernährung in besonderer Weise localisirt gedacht werden können, wofür ja schon die Beziehungen dieser Schicht zu den Nahrungsdotterreserven des Embryos zu sprechen scheinen. Immerhin würden wir auf diesem Wege wohl nur zu einer ziemlich vagen Characterisirung der Keimblätter gelangen. Wir wissen über die Functionen der Keimblätter eigentlich wenig Bestimmtes und wissen nichts über den Zeitpunkt, in welchem diese Functionen zur Bethätigung kommen oder in welchem eine schärfere Localisirung dieser ursprünglich allen protoplasmatischen Theilen des Keimes zuzuerkennenden Functionen stattfindet. Wir würden sonach im einzelnen Falle oft kaum zu entscheiden vermögen, ob wir eine bestimmte Zellengruppe als ein Keimblatt anzuerkennen haben oder nicht und wie sich die Keimblätter gegen einander abgrenzen. Was wir aber suchen müssen, sind bestimmte Merkmale, nach denen wir ein Keimblatt als ein solches zu erkennen im Stande sind.

Wir dürfen im Uebrigen niemals vergessen, dass die hervorragendste Function irgend eines Keimestheiles immer in seinen entwicklungsgeschichtlichen Leistungen zu suchen ist. Die Entwicklungsarbeit („Travail evolutiv“ nach Lacaze-Duthiers) ist die hervorragendste Bethätigung des Keimes. Wir würden sonach die Primivorgane als differente Partien des Embryos bezeichnen können, denen es zukommt, bestimmt geartete Entwicklungsarbeit zu leisten. Diese Function wäre aber durch das Entwicklungsresultat bestimmt. Wir könnten also auf diesem Wege schliesslich doch zu einem greifbaren Resultat, zur Aufstellung eines Kennzeichens für die Keimblätter gelangen. Sie wären dann Keimespartien von bestimmter prospectiver Bedeutung. Die wesentlichste Function der Primitivorgane wäre, bestimmten Körperschichten den Ursprung zu geben. Diesen Standpunkt hat Braem vertreten, welcher in einer wohldurchdachten Abhandlung die Forderung aufstellt, dass die Keimblätter ausschliesslich physiologisch, d. h. nach ihrer prospectiven Bedeutung gekennzeichnet werden sollen. Ausschliesslich physiologisch? Wir sind gewöhnt, physiologischen Eigenthümlichkeiten bei der Feststellung der Homologien keinen allzu grossen Wert beizumessen. Es können homologe, es können aber auch nur analoge Bildungen sein, die durch die gleiche Function gekennzeichnet sind. Sonach würde uns das vorliegende Merkmal bezüglich der Homologisirung der Keimblätter nicht leiten können. Wir werden aber nicht vergessen dürfen, dass es sich im vorliegenden Falle um eine Function handelt, deren Bethätigung Formumwandlungen zur Folge hat. Wir werden also schliesslich doch wieder auf das Gebiet der Morphologie zurückgeführt. Das Merkmal der Prospectivität ist ein physiologisches, insofern es uns mit gewissen Fähigkeiten der betreffenden Zellgruppe bekannt macht, es ist gleichzeitig ein morphologisches, insofern es eine Aussage über die der betreffenden Zellgruppe bei normaler Entwicklung bevorstehende Formumwandlung in sich birgt. Wir haben deshalb in unseren obigen Ausführungen (p. 173) dieses Merkmal zur Kennzeichnung der Keimblätter herangezogen. Es handelt sich hierbei um eine specielle Anwendung der allgemeinen in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte massgebenden Principien, über welche Hatschek in seinem Lehrbuch der Zoologie (1888, p. 19 u. ff.) eine kurze, aber werthvolle Auseinandersetzung gegeben hat, welche in dem

Satze gipfelt: „Die Methode der vergleichenden Ontogenie ist eine Erweiterung der vergleichend anatomischen Methode (Feststellung von Homologie und Analogie) durch Anwendung derselben auf Formenreihen.“ Hierbei ist auf das Wort „Formenreihen“ das Schwergewicht zu legen, insofern hierdurch bekundet wird, dass es sich bei Vergleichung zweier Entwicklungsprocesse um Anfang, Umwandlung und endgiltiges Schicksal handelt.

Man könnte schliesslich den Ausspruch, dass die Keimblätter Primitivorgane seien, im Sinne einer weitverbreiteten und von vielen Forschern getheilten Anschauungsweise auf die Phylogenie der thierischen Formen beziehen. Sie würden dann den erstentstandenen Organen hypothetischer Ahnenformen entsprechen. Wir sind davon entfernt, derartigen Deductionen ihre Berechtigung abzusprechen. Wer auf dem Boden der Descendenztheorie steht, wird das Bedürfniss empfinden, bei der Ableitung der verschiedenen Stämme des Thierreichs bis auf den letzten Ursprung derselben zurückzugehen. Jedenfalls können derartige hypothetische Constructionen als der vereinfachte Ausdruck jener Vorstellungen gelten, die wir uns über den Zusammenhang der verschiedenen Formenreihen organischer Wesen gebildet haben. Sie stellen somit zum Mindesten einen gewissen Behelf in der Oeconomie unseres Denkens dar. Auch die causale Erforschung der ontogenetischen Vorgänge wird mit diesen Ergebnissen einer historischen Betrachtungsweise zu rechnen haben. Es ist jedenfalls der erste Schritt unserer Erkenntniss, zunächst die verschiedenen Gestalten der organischen Schöpfung historisch abzuleiten, um dann die Frage nach den Ursachen der verschiedenen Umformungen zu erörtern. Wer die Ursachen irgend eines Processes erkennen will, muss zunächst feststellen, was denn eigentlich vorgegangen ist. Wie schwierig die Verfolgung einer derartigen historischen Betrachtungsweise im Einzelnen ist, wie Vieles hierbei derzeit noch dem subjectiven Ermessen anheimgestellt bleibt, welche Schwierigkeiten sich im gegebenen Falle der Beurtheilung der Frage, ob es sich bei irgend einer Erscheinung um vererbte Mechanismen oder um adaptive Einrichtungen der Keimesentwicklung handelt, ist uns wohl bewusst. Der leitende Gedanke, dass in der Ontogenie der organischen Formen sich Spuren jenes historischen Werdeganges erhalten haben, ermuthigt uns, auf dem betretenen Wege fortzuschreiten.

Wir können uns aber andererseits nicht verhehlen, dass auf diesem Wege eine scharfe Begriffsbestimmung der Keimblätter, eine Art Definition dessen, was man unter einem Keimblatt zu verstehen hat, nicht zu erlangen ist. Da uns die betreffenden Stammformen unbekannt sind und nur mit einem grösseren oder geringeren Grad von Sicherheit oder Unsicherheit erschlossen werden können, so sind wir nicht in der Lage, in einem bestimmten Falle anzugeben, ob eine in der Ontogenie vorliegende Zellgruppe einem Organ dieser Stammformen entspricht oder nicht. Man wird bei der Beurtheilung der Keimblätter von diesen hypothetischen Vorstellungen nach Möglichkeit absehen und sich auf das thatsächlich zu Beobachtende beschränken müssen.

Es soll damit nicht gesagt sein, dass bei der Vergleichung der Entwicklungsweise zweier Formen phylogenetische Betrachtungen überhaupt auszuschliessen seien. Im Einzelnen können sie uns recht wohl leiten

oder gewisse Hinweise enthalten, die von Werth sein können. Die Annahme, dass die Crustaceen auf Anneliden zu beziehen seien, kann z. B. als ziemlich gut begründet bezeichnet werden. Die Anneliden sind nun durch einen ungemein scharf characterisirten Furchungstypus gekennzeichnet. Die Frage, ob die Crustaceen sich von den Anneliden zu einer Zeit abgetrennt haben, in welcher die letzteren diesen Furchungstypus bereits erworben hatten, führt uns zur Erwägung, ob sich in der Entwicklung der Crustaceen Spuren des für die Anneliden bekannt gewordenen Spiraltypus der Furchung erhalten haben, wie es nach den Untersuchungen von Bigelow (F. 1902) an Lepas thatsächlich der Fall zu sein scheint.

Da, wie wir im Vorstehenden ausgeführt haben, der Ausspruch, die Keimblätter seien Primitivorgane des Embryos, einer verschiedenen Deutung fähig ist, so glaubten wir von dieser Bezeichnung in der allgemeinen Characteristik der Keimblätter absehen und in dieselbe nur Merkmale aufnehmen zu sollen, welche der Beobachtung zugänglich sind.

Die Keimblätter sind für uns demnach nichts weiter, als Anlagen bestimmter Körperschichten bei normaler Entwicklung aus dem Ei. Die Frage nach der Homologie der Keimblätter würde sich sonach auf die Frage reduciren, ob bei verschiedenen Formen Körperschichten vorhanden sind, die mit einander vergleichbar sind und ob in der Art der ersten Anlage dieser Körperschichten Züge zu erkennen sind, die auf eine principielle Uebereinstimmung des Bildungsmodus hinweisen. Es würde sich im Weiteren die Frage ergeben, ob die Art der Umbildung dieser Anlagen bis zur Erreichung des ausgebildeten Zustandes bei den zum Vergleich herangezogenen Formen eine übereinstimmende ist, oder doch eine derartige, dass wir die eine Bildungsweise auf die andere in irgend einer Weise zurückführen können.

Diese Fragen werden durch die sogenannte Keimblätterlehre wenigstens in allgemeiner Weise in bejahendem Sinne beantwortet. Die Hauptsätze der Keimblätterlehre lassen sich in folgender Weise formuliren:

1) Bei allen Metazoen werden bei normaler Eientwicklung in den auf das Blastulastadium (resp. auf die dasselbe vertretenden Endstadien der Furchung) folgenden Stadien zunächst zwei Keimesschichten gebildet, welche als die beiden **primären Keimblätter** bezeichnet werden. Von diesen wird die äussere Schicht als primäres Ectoderm (Ectoblast, Epiblast), die innere Schicht oder Zellmasse als primäres Entoderm (Entoblast, Hypoblast) bezeichnet. In einigen seltenen Fällen kann vorübergehend das relative Lagerungsverhältniss der beiden Keimesschichten zu einander ein umgekehrtes sein (Umkehrung der Keimblätter, Spongien, einige Mammalia). Die Anlage des inneren Blattes wird vielfach, und zwar besonders in jenen Fällen, in denen in ihr ein Lumen zur Ausbildung kommt, als Urdarmanlage (Archenteron) bezeichnet. Die Stelle, an welcher die beiden Keimesschichten in einander übergehen, heisst Urmund oder Blastoporus (Prostoma, Protostoma). Diese Stelle fehlt natürlich in jenen Fällen, in denen das untere Blatt auf diffuse Weise oder durch multipolare Bildungsprocesse erzeugt wird.

Der durch das Auftreten der beiden primären Keimesschichten entstandene zweischichtige Keim wird als Gastrulastadium, der Vorgang seiner Herstellung als Gastrulation bezeichnet.

Ueber die prospective Bedeutung dieser beiden Keimesschichten lässt sich Folgendes aussagen. Das primäre Ectoderm liefert zunächst in vielen Fällen einen Theil der mittleren Keimesschicht oder des Mesoderms (Ectomesoderm), ferner liefert es die äussere Haut sammt ihren Adnexen (Hautdrüsen eventuell auch Hautmusculatur, Skeletbildungen, Respirations- und Excretionsorgane der Haut), das Nervensystem, die Sinnesepithelien und in vielen Fällen den vordersten und hintersten Abschnitt des Darmkanals (Stomodaeum und Proctodaeum).

Das primäre Entoderm oder die innere Keimesschicht liefert zunächst einen Theil des Mesoderms (Entomesoderm). Ferner producirt es das Mitteldarmepithel (Epithelschicht des Mesenterons) und das Epithel der drüsigen Adnexe des Mitteldarms, gelegentlich auch eigenthümliche Stützapparate (Tentakelaxen der Hydroiden, Chorda dorsalis). Auch das Pericardialsäckchen der Tunicaten ist als besondere entodermale Bildung zu betrachten. Ob sich das Entoderm direct an der Bildung von Blutzellen, eventuell auch an der Production von Gefässendothelien betheiligt, scheint uns nicht sichergestellt. Nur in seltenen Fällen und bei ursprünglichen Metazoen bildet es Sinneszellen und Theile des Nervensystems (so bei Cölenteraten und bei Balanoglossus). Es scheint, dass bei den Echinodermen Theile des Nervensystems mesodermalen Ursprungs sind, also auf das primäre Entoderm bezogen werden müssen.

Natürlich hängt es von der Entwicklungshöhe des betreffenden Organismus ab, wie viel von den hier aufgeführten Bildungen überhaupt realisirt wird. Bei einer Hydra wird weder ein echtes Mesoderm, noch ein Stomodaeum etc. ausgebildet. Die oben aufgeführte Liste besagt also nur, was Alles unter Umständen von den beiden primären Keimblättern geleistet wird, ohne im Uebrigen auf absolute Vollständigkeit Anspruch zu machen. Wenn wir sie vereinfachen und alles gelegentlich Gebildete weglassen, so ergiebt sich: Das primäre Ectoderm enthält stets die Anlage des Hautepithels (Epidermis), das primäre Entoderm die des Mitteldarmepithels. Die beiden primären Keimblätter erscheinen sonach durch ihre Beziehung zu diesen beiden genannten Körperschichten gekennzeichnet.

Man darf wohl annehmen, dass diese beiden Körperschichten im ganzen Kreise der Metazoen homolog sind. Nur für die Spongien ergeben sich, wie wir ausführen werden, gewisse Zweifel, ob nicht durch eine erfolgte Umkehrung ihr wechselseitiges Lagerungsverhältniss und dementsprechend ihre Function verkehrt worden sei. Aber auch in diesem Falle könnten wir an einer Homologie der betreffenden Schichten, natürlich unter Berücksichtigung ihrer nun geänderten Verhältnisse festhalten. Für die übrigen Metazoen wird man wohl annehmen dürfen, dass die Epidermis und das Mitteldarmepithel homologe Schichten in dem Sinne sind, dass sie sich vom gleichen Ursprunge herleiten. Es ist schwer anzunehmen und wird durch keinen speciellen Fall bekräftigt, dass irgend eine Form etwa ihr Hautepithel verloren und nachträglich durch ein auf andere Weise neugebildetes ersetzt habe. Das Gleiche gilt für das Mitteldarmepithel.

Wenn wir sonach an der Homologie der beiden ultimären, aus den beiden primären Keimblättern hervorgehenden Körperschichten festhalten, so ergiebt sich die Frage, ob ihre Anlagen betreffs ihrer ersten Ursprungsweise im Kreise der Metazoen übereinstimmen. Man kann sagen, dass in den meisten Fällen eine solche Uebereinstimmung nicht zu verkennen ist. Ganz allgemein zeigt bereits die ungefurchte Eizelle eine polare Differenzirung, in welcher eine animale Hälfte als Bildungsstätte des Ectoderms, eine vegetative als Entstehungsort des Entoderms zu unterscheiden ist. Jene letztere Keimespartie wird auf verschiedene Weise ins Innere verlagert, so dass dann der sogenannte Blastoporus dem animalen Pole gegenüberliegt. Es wird allgemein anerkannt, dass die verschiedenen Arten dieser polaren Form der Entodermbildung, wie Invagination, Epibolie, polare Einwanderung etc. Vorgänge sind, die eigentlich wesensgleich sind und nur als verschiedene Erscheinungsformen einer und derselben Art des Sonderungsprocesses betrachtet werden dürfen. Anders verhält es sich mit jenen Fällen, in denen die Sonderung der beiden primären Keimblätter nicht vom vegetativen Pole ausgeht, sondern in mehr diffuser Weise, also apolar (z. B. durch sogenannte multipolare Einwanderung) erfolgt. Zwischen diesem apolaren Typus und dem ersterwähnten polaren besteht scheinbar eine unüberbrückbare Kluft, und hierin ist jedenfalls eine ernste Schwierigkeit für die Homologisirung der beiden primären Keimblätter im ganzen Kreise der Metazoen gegeben. Nichts destoweniger ist es unsere Ueberzeugung, dass diese Kluft sich irgendwie überbrücken lassen muss, dass ein gemeinsames Schema zu finden ist, dem sich diese beiden, anscheinend so differenten Formen der Entodermbildung einordnen lassen. Welche Ueberlegungen es sind, die diese Ueberzeugung in uns gefestigt haben, soll unten (p. 185) ausführlicher behandelt werden. Hier sei nur erwähnt, dass die beiden genannten Typen bei nahe verwandten Formen einer und derselben Gruppe (z. B. Hydroiden) vorkommen, dass sie in gewissen Fällen (so bei den Acalephen nach Hyde) durch deutliche Zwischenformen oder Uebergänge mit einander verbunden sind und — was vielleicht das Wichtigste ist — dass jene axiale, heteropole Differenzirung der Eizelle, von der wir oben sprachen, und welche die Unterscheidung einer animalen und vegetativen Keimesregion ermöglicht, sich auch bei jenen Formen findet, welche sich später durch eine apolare Art der Entodermbildung auszeichnen.

Was die Umbildungen anbelangt, durch welche die beiden primären Keimblätter bei den verschiedenen Formen in die betreffenden ultimären Bildungen übergeführt werden, so ergiebt sich aus ihnen, so viel wir sehen, bezüglich der Statuirung einer Homologie der beiden primären Keimblätter für alle Metazoen keine ernsthafte Schwierigkeit. Zwar wird das Mitteldarmlumen bei den verschiedenen Formen auf verschiedene Weise entwickelt, je nachdem die ursprüngliche Darmanlage von Anfang an in Folge ihrer Entwicklungsweise (durch Invagination) hohl oder etwa durch parenchymatöse Zellmassen oder Dottermassen erfüllt ist. Derartige Varianten sind unschwer von einander abzuleiten. Die verschiedenen Schicksale des Blastoporus in den einzelnen Typen der Metazoen erklären sich aus der differenten Entwicklungsrichtung, welche die einzelnen Stämme des Thierreiches eingeschlagen haben. Würde die Entwicklung bei allen

Formen auf gleiche Weise verlaufen, so würden wir überall nur das gleiche Entwicklungsresultat hervortreten sehen.

Die Annahme, dass die beiden primären Keimblätter aller Metazoen homolog sind, kann als eine ziemlich gut begründete und wahrscheinliche bezeichnet werden. Sie wird auch wohl — wie wir glauben — von den meisten Zoologen und Embryologen getheilt. In Abrede gestellt wird sie hauptsächlich von jenen Forschern, welche einer vergleichenden Morphologie der Organismen als Wissenschaft die Berechtigung absprechen oder doch wenigstens die hierhergehörigen Fragen und ihre versuchten Lösungen als Adiaphora betrachten. Wer, auf dem Boden der vergleichenden Morphologie stehend, an der Homologie der beiden primären Keimblätter zweifelt, müsste nach unserer Ansicht eine polyphyletische Abstammung der Metazoen vertreten. Er wäre dann gehalten, anzugeben, wie viele und welche Stämme der Metazoen sich selbständig entwickelt haben, und wie er sich ihre Ableitung vorstellt. Ein solcher Versuch ist unseres Wissens noch nicht gemacht worden.

2) Bei allen höheren Metazoen, so vor Allem bei allen Bilaterien, finden sich zwischen der Epidermis und dem Mitteldarmepithel Gewebsschichten eingeschoben, welche Organe und Bildungen verschiedenster Art enthalten. Sie umfassen: die Stammes- und Darmmusculatur, die Bindesubstanzen, die epithelialen resp. endothelialen Auskleidungen der Leibeshöhlen, das Blut- und Lymphgefässsystem, die Gonaden und die als Nephridien und Protonephridien bezeichneten Excretionsorgane. Dieser ganze Complex zeigt meist einen ihm eigenen Schichtenbau, so ist vor Allem in jenen Fällen, in denen ein echtes Cölom vorhanden ist, eine Scheidung in eine somatische und eine splanchnische Schicht zu erkennen. Die gemeinsame Anlage dieses ganzen Complexes im Keime wird gemeiniglich als Mesoderm oder mittleres Keimblatt bezeichnet. Es ist den beiden primären Keimblättern gegenüber eine secundäre Bildung. Die Art seiner Entstehung ist in den verschiedenen Gruppen der Metazoen nicht überall die gleiche. Bei der Behandlung der Frage nach der Homologie der Mesodermschichten begegnen wir einer Schwierigkeit, die darin gelegen ist, dass die genannten Schichten in späteren Stadien vielfachen Umbildungen unterliegen, daher man bei blosser Betrachtung der ausgebildeten Zustände nicht entscheiden kann, ob homologe oder wirklich vergleichbare Bildungen vorliegen oder nicht. Man hat ja lange Zeit nicht sicher sagen können, ob den Nematoden oder Nemertinen ein Cölom zukommt, das dem Cölom der Anneliden gleichgesetzt werden kann oder nicht. Von den beiden, oben angeführten Kriterien lässt uns sonach hier das eine auf die Prospectivität der Anlagen bezügliche mehr oder minder im Stiche. Wir werden sonach in diesem Falle die Homologie der Anlagen hauptsächlich nach ihrer Entstehungsweise festzustellen haben, und es wird auch auf die Umbildungsformen, welche den Uebergang von der Anlage zum ausgebildeten Zustand vermitteln, besonderes Gewicht zu legen sein.

Das Mesoderm tritt in zwei histologisch verschiedenen Formen auf, deren Trennung durch die Cölomtheorie der Brüder Hertwig begründet wurde. Wir unterscheiden als Mesenchym ein Gewebe von amöboid gestalteten Zellen, welche in einer gemeinsamen Grundmasse (Intercellularsubstanz) eingebettet liegen; sie werden durch Ein-

wanderung von einer epithelialen Schicht aus gebildet. Dagegen bezeichnen wir als Mesepithel oder Mesothel epitheliale Mesodermlagen, welche zur Auskleidung echter Cölomräume dienen. Es können aber auch im Mesenchym Spalten oder Lückenräume auftreten, welche nachträglich mit Plattenepithelien ausgekleidet werden. Für diese letzteren möchten wir den Namen Endothelien reserviren (Endothelien des Lymph- und Gefässsystems, die Auskleidung von Gelenkshöhlen etc.).

Nach ihrer Genese unterscheiden wir zwei, offenbar mit einander nicht zu homologisirende Formen des Mesoderms:

a) Ectomesoderm, vielfach auch als larvaler Mesoblast oder als „secundäres Mesoderm" bezeichnet (p. 111). Es entstammt dem primären Ectoderm und trägt stets den histologischen Character eines Mesenchyms. Es findet sich bei Cnidariern, Ctenophoren, Turbellarien, Rotiferen, Anneliden und Mollusken. Vielleicht darf ihm auch das Mesoderm der Nematoden zugerechnet werden. Die Verhältnisse des Mesoderms der Arthropoden erscheinen noch nicht genügend geklärt, doch deuten gewisse neuere Erfahrungen bei Crustaceen darauf hin, dass auch ihnen diese Form des Mesoderms zukommt.

b) Entomesoderm[1]). Es entstammt dem primären Entoderm und kann sowohl in mesenchymatischer als auch in mesepithelialer Form zur Entwicklung kommen. Als Beispiele mögen dienen: das Mesenchym und die Cölomanlagen der Echinodermen, die Mesodermanlage der Chordaten, die Mesodermstreifen der Anneliden etc.

Wir bezeichnen sonach als Mesoderm zum mindesten zwei verschiedene, mit einander nicht zu homologisirende Keimesanlagen der Metazoen.

3) Durch die Abgabe des Mesoderms werden die beiden primären Keimblätter in secundäre umgewandelt. Wir bezeichnen dann die äussere Keimschicht nach eventueller (bei manchen, oben namhaft gemachten Formen erfolgender) Abspaltung von Ectomesoderm als secundäres Ectoderm, wohl auch als definitives Ectoderm oder als Ectoderm schlechtweg. Die innere Keimesschicht wird nach Abgabe des Entomesoderms als secundäres Entoderm oder als Enteroderm (Goette) bezeichnet. Der Keim besteht sonach anfangs aus den beiden primären Keimblättern, später aus den drei secundären Schichten: Ectoderm, Mesoderm und Enteroderm, von denen das Mesoderm bei jenen Formen, denen gleichzeitig ein Ectomesoderm und ein Entomesoderm zukommt, nicht als genetische Einheit betrachtet werden darf.

4) Eine besondere Stellung nimmt die Gruppe der Genitalzellen ein. Dieselben sind keinem der drei Keimblätter zuzurechnen. In vielen Fällen, welche im zweiten Abschnitt des allgemeinen Theiles

---

1) Der Ausdruck „Entomesoderm" wird in zweifachem Sinne verwendet. Wir gebrauchen ihn hier zur Bezeichnung der Entstehungsweise eines bestimmten Theiles der als „Mesoderm" bezeichneten Anlage also: Mesoderm, welches sich genetisch vom Entoderm ableitet. Viele Forscher dagegen bezeichnen als „Entomesoderm" die gemeinsame Anlage von Entoderm und Mesoderm, bevor diese beiden Schichten sich von einander getrennt haben, und in diesem Sinne wird dieser Terminus im Folgenden wohl auch gelegentlich zur Verwendung kommen. Es dürften sich hieraus keine Irrungen ergeben, da meist aus dem Zusammenhang zu ersehen ist, in welchem Sinne der Ausdruck verwendet wurde. Im Allgemeinen möchte sich empfehlen für die gemeinsame Anlage von Entoderm und Mesoderm den präciseren Ausdruck „primäres Entoderm" zu verwenden.

dieses Werkes auf p. 368 u. ff. eingehender behandelt wurden, werden sie frühzeitig abgesondert, zum Theil noch vor, zum Theil während der Keimblätterbildung oder bald nach dieser Periode. In anderen Fällen treten sie allerdings erst später als morphologisch differente Zellformen in Erscheinung, und dann gehören sie scheinbar einem Keimblatte an. Wir würden besser sagen, sie seien dann dem betreffenden Keimblatte beigemischt, ohne ihm wirklich anzugehören. Die Annahme, dass Genitalzellen durch Umwandlung von somatischen Zellen entstehen können, muss nach den derzeitigen Erfahrungen als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Zwar hat CHILD 1906 angegeben, dass bei Cestoden (Moniezia expansa und planissima) die männlichen Urkeimzellen durch Umwandlung aus somatischen Zellen (Muskelzellen) hervorgehen. Wir wollen mit unserem Urtheil über diesen exceptionellen Fall derzeit noch zurückhalten.

Die Keimzellen liegen bei den Poriferen in der sogenannten Dermalschicht, bei den Hydroiden im Ectoderm, bei den Scyphomedusen und Anthozoen im Entoderm, bei den Ctenophoren im Entoderm (GARBE, vgl. oben p. 303); bei den Bilaterien werden sie ausnahmslos im Mesoderm vorgefunden.

Dagegen sind die Gonaden als ein gemischtes Product zu betrachten. Sie entstehen aus Keimzellen und aus Zellen derjenigen Körperschicht, in welcher die Keimzellen eingelagert vorkommen.

Ob die vorstehende Behauptung allgemeine Giltigkeit besitzt, kann noch zweifelhaft erscheinen. Es wäre von Interesse, über die Entstehung der Gonaden bei Nematoden und Rotiferen Genaueres zu erfahren.

5) Schliesslich seien noch einige Worte den Körperhöhlen gewidmet. Der erste im Keime auftretende Hohlraum ist die Furchungshöhle oder das Blastocöl, von CLAUS auch als primäre Leibeshöhle bezeichnet. Wenn sodann innere Organanlagen gebildet werden, so wird dieser Hohlraum mehr und mehr verdrängt. Er erhält sich in der Form von Spalträumen zwischen den später gebildeten Schichten und Organbildungen. Dieser Spaltraum kann von verdichteten Ausscheidungsproducten der Epithelien, gleichsam einem verdichteten Reste des Gallertkerns erfüllt, als sogenannte Stützlamelle erhalten bleiben, wie bei den Cnidariern, oder er wird durch einwandernde Mesenchymzellen mit Zellen versehen. Wir finden ihn dann von Mesenchymgewebe erfüllt. Spaltenräume, welche in diesem Mesenchymgewebe und zwar vorwiegend in der Nachbarschaft der Darmanlage auftreten, geben dem Blutgefässsystem den Ursprung (BÜTSCHLI).

Abgesehen von den erwähnten Räumen des Blutgefässsystems, können in den Mesodermschichten noch andere Hohlräume gebildet werden. Wir unterscheiden:

a) Echtes Cölom. Regelmässig gestaltete, epithelausgekleidete Räume, welche meist durch ihre Beziehungen zu den Gonaden und Nephridien gekennzeichnet erscheinen, daher in vielen Fällen auch die Gonadenhöhlen und Theile des Nierensystems (Endsäckchen der Nephridien bei Crustaceen und Peripatus) dem Cölom zuzurechnen sind. Sie können einem Gastrovascularsystem vergleichbar, als Urdarmdivertikel ihren Ursprung nehmen (Enterocöl), oder als Spalträume in den Mesodermstreifen auftreten oder auch einfach durch Zusammenrücken vereinzelter Mesodermzellen umgrenzt werden.

b) Pseudocöl. Verschiedenartig auftretende Spalträume im mesodermalen Gewebe, meist unregelmässig begrenzt und nicht von Epithel ausgekleidet. Wir könnten sie als Bindegewebslücken zwischen den einzelnen Organen bezeichnen. Als Beispiel mag die Leibeshöhle der Crustaceen dienen.

Die Lumina des Darmcanals und seiner Adnexe geben zu keinen Bemerkungen allgemeiner Art Anlass.

3. Einwände gegen die Keimblätterlehre.

Es sind von verschiedenen Seiten und eigentlich seit der Zeit ihrer Begründung die mannigfaltigsten Einwände gegen die Keimblätterlehre, deren Hauptinhalt wir im vorhergehenden Abschnitt kurz gekennzeichnet haben, erhoben worden. Es kann unsere Absicht nicht sein, uns mit ihnen allen zu beschäftigen, ebenso wie es nicht unsere Absicht ist, hier eine Geschichte der Keimblätterlehre zu schreiben. Wir greifen vielmehr nur einige heraus, auf welche sich in den letzten Jahren die Aufmerksamkeit gerichtet hat, und bemerken im Voraus, dass wir die Gruppe der Wirbelthiere aus unseren Betrachtungen ausscheiden. Sie hat in der letzten Zeit gründliche und vertrauenswürdige Bearbeitung erfahren, und es ist überdiess unsere Ueberzeugung, in der wir wohl mit jenem hervorragenden Bearbeiter (O. Hertwig) in Uebereinstimmung stehen, dass sich aus einer vergleichenden Betrachtung der Embryonalentwicklung der Wirbelthiere keine schwerwiegenden Bedenken gegen die Hauptgrundzüge der Keimblätterlehre ableiten lassen.

Eine Gruppe von Einwänden können wir kurz behandeln. Es sind dies alle jene Einwände, welche aus einer Betrachtung der Erscheinungen der Regeneration, der Knospung oder sonstiger Vorgänge ungeschlechtlicher Vermehrung etc. gegen die Keimblätterlehre erhoben wurden [1]). Es ist eine bekannte Thatsache, dass vielfach bei diesen Vorgängen die Art der Entwicklung bestimmter Organe von der Eientwicklung wesentlich abweicht, dass die Grenzen der Keimblätter nicht innegehalten werden, dass die Natur hier scheinbar mit einer gewissen Willkür verfährt und das Material zu bestimmten Organanlagen nimmt, wo sie es findet. Um aus der Fülle der Beispiele nur einzelne herauszugreifen, sei daran erinnert, dass bei der Knospung der Bryozoen jene Körperschicht, welche wir als das Ectoderm der Mutter bezeichnen, auch das Entoderm der Knospen liefert, und dass bei den Ascidien die Peribranchialsäcke in den Knospen auf andere Weise gebildet werden, als im Ei. Während sie bei normaler Eientwicklung aus Ectodermeinstülpungen, den sogenannten Cloakensäckchen Metschnikoffs hervorgehen, werden sie bei den Knospen von Botryllus vom inneren Säckchen der Knospe, also scheinbar vom Darmcanal abgeschnürt. Jenes innere Knospensäckchen, welches gleichzeitig auch das Neuralrohr liefert, ist überdies nicht vom Entoderm des Mutterthieres, sondern von der Wand der Peribranchialhöhle aus durch Ausstülpung gebildet worden und liefert trotzdem ausser den genannten Bildungen auch den Darm des Knospenindividuums. Bei den Pyrosomen wird die Anlage der

1) Vgl. T. H. Morgan, Germ-layers and Regeneration. Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 18, 1904.

Peribranchialhöhlen in den vier primären Ascidiozooiden auf andere Weise gebildet als in den später entstehenden Knospen. Während sie bei ersteren sich als Ausstülpungen der Peribranchialröhren des Cyathozooids, also vom Ectoderm aus entwickeln, leitet sie SEELIGER bei den später entstehenden Knospen von den sogenannten Genitalsträngen ab, schreibt ihnen also mesodermale Entstehung zu. Hier scheinen sonach die Keimblätter beliebig Alles und Jedes leisten zu können [1]).

Und doch handelt es sich hier nur um eine begriffliche Unklarheit, indem man die prospective Bedeutung der Keimblätter mit ihrer prospectiven Potenz verwechselt hatte. Oder man könnte auch sagen, man hatte die Vorstellungen, welche man von der Bedeutung der Keimblätter bei normaler Eientwicklung gewonnen hatte, in voreiliger Weise auf sämmtliche Entwicklungsvorgänge übertragen. Der Satz, dass die Keimblätter bei den verschiedenen Vorgängen der Regeneration, der Knospung etc. nur das leisten können, was sie auch bei normaler Entwicklung aus dem Ei geleistet hätten, lässt sich nicht aufrecht erhalten. Wenigstens nicht allgemein. In manchen Fällen, so besonders bei den Vertebraten, tritt ja, wie es scheint, mit fortschreitender Entwicklung eine weitgehende Specification der Keimblätter ein, während in anderen Fällen in ihnen Potenzen erhalten bleiben, welche über das hinausgehen, was sie bei normaler Entwicklung zu leisten haben. Die Begriffe der Keimblätterlehre dürfen überhaupt nicht auf die Knospenentwicklung angewendet werden, weil in beiden Fällen der Ausgangspunkt der Entwicklung ein verschiedener ist, und weil die Principien der ersten Anlagensonderung ganz differente sind. In der Knospe werden die Primitivanlagen nicht in der Form von Keimblättern angelegt, daher man von solchen hier gar nicht reden sollte, ebenso wenig als sich bei der Knospung ein Blastula- oder Gastrulastadium oder gar etwas der Eifurchung Vergleichbares nachweisen lässt. Wenn man die Aussagen der Keimblätterlehre, wie einer von uns (HEIDER 1879) schon vor längerer Zeit angeregt hat, auf ihr ursprüngliches Gebiet, das der normalen Eientwicklung, einschränkt, so kommen alle die erwähnten Einwendungen in Wegfall.

Man könnte gegen die vorstehenden Ausführungen noch folgenden Einwand erheben: wenn der Natur, wie wir gesehen haben, in so vielen Fällen morphogene Potenzen zur Verfügung stehen, welche weit über das hinausgehen, was von dem betreffenden Theile bei normaler Embryogenese geleistet wird, wie kommt es dann, dass sie sich diese Potenzen nicht auch bei den Vorgängen der normalen Entwicklung zu Nutzen macht? Woher diese strenge Scheidung zwischen den Vorgängen regenerativer (oder Knospen-) Entwicklung einerseits und der normalen Eientwicklung andererseits? Wie ist es zu erklären, dass diese beiden Processe sich nicht viel mannigfaltiger vermischen, wodurch dann in der Embryogenese eine noch viel grössere Confusion erzeugt werden müsste, als sie ohnedies schon vorhanden ist? Man könnte sich vorstellen, dass der normal sich entwickelnde Embryo ein unveränderliches Ganzes ist, dessen Bau und harmonische Fortbildung keinerlei Störung durch Activirung

1) In dem Kapitel über die ungeschlechtliche Fortpflanzung werden wir bei den einzelnen Gruppen noch eingehender auf diese Verhältnisse zu sprechen kommen.

eventuell einsetzender regenerativer Processe verträgt. Sie müssten, an irgend einer Stelle activirt, die Harmonie des Ganzen gefährden. Wie sollten sie auch activirt werden? Regeneration setzt nur auf bestimmte Reize oder Ursachen ein, und unter diesen ist eine unerlässlich: das Fehlen der entsprechenden, durch Regeneration zu ersetzenden Bildung. Der Embryo ist aber, wie erwähnt, bereits ein vollkommenes Ganzes, so dass zu regenerativen Processen in seinem Bereich kein Platz und keine Verwendung ist. Normale Embryogenese ist ein ungemein gefestigter und präcise arbeitender Mechanismus zum Zwecke der möglichsten Sicherung eines normalen Entwicklungsresultates. Die Wege und Mechanismen regenerativer Vorgänge sind mannigfaltig. Sie dienen anderen Zwecken und werden durch bestimmte im normalen Entwicklungsgeschehen nicht vorgesehene Ursachen ausgelöst.

So lange man mit Heymons und seinen Anhängern an eine ectodermale Entstehung des Mitteldarms bei den Insecten glaubte, konnte man hier an Derartiges, an ein Einsetzen regenerativer Processe im Verlaufe der normalen Embryogenese denken. Denn das sah ja in der That wie eine Art Regeneration des Mitteldarms vom Stomo- und Proctodaeum ausgehend aus. Aber diese Ansichten haben in jüngster Zeit etwas von ihrem Credit eingebüsst. Im Allgemeinen sind solche Fälle, welche an regenerative Processe bei normaler Embryogenese erinnern, recht selten. Wenn unsere unten (p. 187) ausgesprochene Vermuthung zutrifft, dass die Fälle multipolarer Entodermbildung sich durch secundäre Ausbreitung von der polaren Einwucherung ableiten, so könnte man vielleicht diesen Fall hierher beziehen.

Wir wenden uns sonach einer Besprechung einiger jener Einwände zu, welche man aus Beobachtungen an normaler Eientwicklung der Metazoen abgeleitet hatte. Auch hier schien manchmal da und dort nicht Alles zu stimmen. Einen der wichtigsten Einwände gegen die Homologie der beiden primären Keimblätter haben wir bereits oben kurz berührt: es ist dies der Gegensatz zwischen der polaren und der apolaren Form der Keimblätterbildung bei den Cölenteraten. Die Ueberlegungen, welche uns daselbst zu dem Ausspruche veranlassten, dass diese beiden Arten der Entodermbildung sich in irgend einer Weise von einander ableiten lassen müssten, sind kurz folgende. Wir wissen, dass beide Typen in der Gruppe der Hydroiden vorkommen, und zwar in merkwürdiger Mischung, so dass oft nahestehende Formen durch differente Art von Entodermbildung gekennzeichnet erscheinen. So wird beispielsweise bei Tubularia das Entoderm multipolar gebildet, während bei Rathkea und Tiara polare Einwucherung beobachtet wird. Im Allgemeinen haben jene Formen, welche freischwimmende bewimperte Blastulae besitzen, irgend eine polare Form der Entodermbildung, während die multipolaren Arten der Sonderung des inneren Keimblattes bei jenen Cölenteraten beobachtet werden, deren Planulae oder sonst wie zu bezeichnende Stadien erst in späterer Zeit frei werden. Wir werden die Gruppe der Hydroiden als eine monophyletische betrachten dürfen. Die hypothetische Stammform dieser Gruppe, mögen wir sie nun mit Haeckel als Archydra oder sonst wie bezeichnen, hatte jedenfalls einen bestimmten Modus der Eientwicklung. Welchen wissen wir nicht. Es kann polare Einwucherung oder irgend einer der Typen multi-

polarer Entodermbildung gewesen sein. Da sich nun die verschiedenen recenten Hydroiden von dieser gemeinsamen Stammform ableiten, so müssen auch die verschiedenen Typen der Entodermbildung, die wir bei den Hydroiden vorfinden, von einer der Archydra zukommenden Art der Entodermbildung abzuleiten sein. Das heisst aber, dass die verschiedenen Typen der Entodermbildung, die wir bei Hydroiden finden, durch Uebergänge mit einander verbunden gewesen sein müssen.

Wir sehen aus dieser Reihe von Schlüssen keinen Ausweg nach irgend einer anderen Richtung. Wer etwa im Sinne einer heute mehrfach vertretenen Anschauung annehmen wollte, dass homologe Organe, also in diesem Falle das Darmepithel, ontogenetisch auf principiell verschiedene Weise gebildet werden könnten, dass sonach die Annahme vermittelnder Zwischenstufen in diesem Falle überflüssig sei, müsste annehmen, dass schon in der Ontogenese der Archydra verschiedene Typen der Entodermbildung vertreten waren, die nichts mit einander zu thun gehabt hätten. Eine unwahrscheinliche Annahme. Wir wissen zwar durch Brauer, dass bei Tubularia mesembryanthemum zwei von einander etwas verschiedene Typen der Furchung zu finden sind, und für Gonothyraea loveni hat Wulfert verschiedene Entwicklungsweisen angegeben, ebenso Metschnikoff für Polyxenia leucostyla. Aber in diesen Fällen handelt es sich keineswegs um Varianten, die mit einander vollständig unverträglich scheinen. Oder man müsste annehmen, dass bei der Hervorbildung der verschiedenen Hydroidengenera neue Entwicklungstypen gewissermassen sprungweise durch eine Art von Mutation erworben wurden, ohne durch Zwischenglieder mit dem Entwicklungstypus der Archydra verbunden zu sein. Auch diese Annahme muss als unwahrscheinlich bezeichnet werden, um so mehr, da — wie wir bereits oben erwähnt haben — bei den Acalephen, wenn wir den Angaben von Hyde Glauben schenken dürfen, sich alle vermittelnden Uebergänge von polarer zu apolarer Entodermbildung vorfinden.

Sonach muss sich die Kluft zwischen den beiden genannten Typen der Entodermbildung in irgend einer Weise überbrücken lassen. Man könnte sich vorstellen, dass ursprünglich eine diffuse, apolare oder multipolare Art der Sonderung der Entodermzellen vorhanden war, welche später auf die Gegend des vegetativen Poles concentrirt wurde, und diese Annahme wird Manchem als die einfachste einleuchten wollen. Aber auch der umgekehrte Fall ist denkbar, dass nämlich der polare Typus den ursprünglichen Modus der Entodermbildung darstellte, welcher sich allmählich immer mehr und mehr ausbreitete, bis schliesslich das ganze Blastoderm an der Absonderung von Entodermzellen participirte. Wir dürfen nicht vergessen, dass bei diesen ursprünglichen Formen die Sonderung der beiden Keimblätter keine sehr scharfe ist. Nichts hindert uns anzunehmen, dass im Ectoderm noch Potenzen der Entodermbildung vorhanden sind, welche unter Umständen leicht wieder activirt werden konnten, ja auf experimentellem Wege thatsächlich zu activiren sind. Wir erinnern hier an die Erfahrungen von Herbst, welcher bei Echinodermenlarven in Lithiumzüchtung eine darauf bezügliche Beobachtung machte. Während bei normaler Entwicklung nur die Zellen eines ganz beschränkten Bezirkes am vegetativen Pol der Blastula sich in Entodermzellen umwandeln, werden unter fortgesetzter Lithiumeinwirkung

die Grenzen dieses Bezirkes dadurch erweitert, dass immer neue Zellen der Randzone, welche bei normaler Entwicklung nicht hierfür bestimmt waren, in die Entodermbildung einbezogen werden. Auf diese Weise erzielte HERBST Lithiumlarven mit sehr grossem entodermalem und sehr verkleinertem Ectodermbezirk, ja im extremsten Falle Holoëntoblastiae, d. h. Larven, die nur aus Entoderm bestehen. Vielleicht ist bei den Hydroiden die Ausbreitung der polaren Einwucherung auf ein immer grösseres Territorium, und so der Uebergang zur multipolaren Einwucherung und Delamination auf ähnliche Weise vermittelt zu denken.

Für diese letztere Annahme, für die Ableitung der multipolaren Form der Entodermbildung von polarer Einwucherung scheinen uns einige Tatsachen zu sprechen. Zunächst ist hervorzuheben, dass die multipolare Entodermbildung sich bei solchen Hydroiden vorfindet, deren Eier entweder in einer derben Eischale (wie bei Hydra) oder doch in Gonophoren etc. zur Entwicklung kommen, während die polare Einwucherung sich bei freischwimmenden, bewimperten Blastulis vorfindet. Man wird die letztere Entwicklungsweise als die ursprünglichere betrachten dürfen. Ferner wäre nicht einzusehen, warum bei den Eiern, welche ihr Entoderm auf multipolare Weise entwickeln, jener axiale Eibau, der sich in der Sonderung einer animalen und einer vegetativen Keimeshälfte ausdrückt, ebenso entwickelt ist, wie bei den übrigen. Wäre die multipolare Entodermbildung das primäre Verhalten, so würden wir eine apolare Eistructur erwarten müssen. Besonders auffallend ist aber die Thatsache, dass sich der multipolare Entodermbildungsmodus auch bei Formen findet, welche eine deutlich inäquale Furchung durchmachen. Wir verweisen diesbezüglich auf die Angaben von METSCHNIKOFF (S. 1886) für Aglaura hemistoma, für gelegentliche Vorkommnisse bei Polyxenia leucostyla und auf die Angaben von HYDE für Aurelia marginalis (F. 1894), sowie von MAAS für Aegineta flavescens (F. 1901).

Man muss sich fragen: wie kommen Formen, denen von Anfang an nie ein anderer als der multipolare Entodermbildungsmodus zukam, zu einem polaren Eibau und zu einer inäqualen Furchung? Aus den angeführten Thatsachen möchte man schliessen, dass die multipolare Form der Entodermbildung von der polaren Einwucherung abzuleiten ist.

Auf die Entwicklung der Poriferen kommen wir noch in einem besonderen Abschnitte zurück. Nach unserer Ansicht sind aus ihr keine ernsthaften Einwendungen gegen die Keimblätterlehre abzuleiten. Mag man die Poriferen-Entwicklung deuten wie immer, mag man in der ersten bei Sycandra zu beobachtenden Einstülpung (in der sogenannten Pseudogastrula) das wahre Stadium der Keimblätterbildung erblicken, oder mag man es in den später erfolgenden Umkrempelungsprocess der Schichten verlegen, der mit der Festsetzung gleichzeitig einhergeht, die eine Tatsache bleibt bestehen, dass wir in jedem dieser beiden Fälle zwei Körperschichten des ausgebildeten Zustandes erkennen, deren Anlage im Ei nach einem der bei den übrigen Metazoen vorkommenden Typen (Invagination, Epibolie oder polare Einwucherung) erfolgt. Sonach sind hier die Kriterien, an denen wir reguläre Keimblätterbildung erkennen, vorhanden.

Schwerwiegender sind die Einwände, welche aus den Molluskenarbeiten MEISENHEIMERS (an Limax 1898, Dreissensia 1900,

und Cyclas, sowie aus den Angaben von OTTO und TÖNNIGES für Paludina 1906) gegen das allgemeine Vorkommen von Keimblättern bei Metazoen abgeleitet werden könnten. Für MEISENHEIMER giebt es bei den genannten Formen eigentlich keine Keimblätter[1]).

Hier folgt auf das Blastulastadium eine Entwicklungsperiode, in welcher getrennte Organanlagen auftreten. Zunächst die Anlage des Mitteldarms, später die Anlagen des Nervensystems, des Muskelmesenchymgewebes (Mesodermstreifen der Autoren), die gemeinsame Anlage für Herz, Pericard und Niere etc. Speciell wird die gemeinsame Anlage von Herz, Pericard, Niere und Gonade vom Ectoderm abgeleitet. Es handelt sich sonach im Wesentlichen um eine Auflösung des Mesodermbegriffes, Gedankengänge, die sich an die von KLEINENBERG (Lopadorhynchus S 1886) anschliessen. Da sich die Gonaden bei den Anneliden von den Mesodermstreifen ableiten, so würden wir, wenn es sich bestätigen sollte, dass die gemeinsame Herz-Pericard-Nieren- und Gonadenanlage der Mollusken ectodermalen Ursprungs ist, vor der merkwürdigen Thatsache stehen, dass in zwei offenbar nahe verwandten Gruppen Organe, die man für homolog halten muss, auf verschiedene Weise gebildet werden. Es handelt sich im Wesentlichen um die Frage, ob bei den Mollusken die gemeinsame Anlage für Herz, Pericard etc. vom Ectoderm gebildet wird oder ob sie sich, wie wir nach der Analogie der Anneliden schliessen würden, von den Mesodermstreifen (dem Entomesoderm) also in letzter Linie von der Zelle *4d* herleiten.

Auf den ersten Blick möchte es so scheinen, als ob durch MEISENHEIMER's Ergebnisse der vergleichenden Embryologie als Wissenschaft überhaupt das Fundament entzogen würde. Wenn es sich herausstellen sollte, dass homologe Organe bei Anneliden und Mollusken auf principiell differente Weise gebildet werden, so könnte von einer Vergleichung der Entwicklungsweise verschiedener Formen nicht mehr die Rede sein. Die Embryologie müsste sich sodann auf eine Casuistik des bei verschiedenen Gruppen zu Beobachtenden beschränken. Dies ist jedoch nicht MEISENHEIMER's Standpunkt. Er deutet an, dass es möglich oder denkbar sei, dass die beiden genannten Bildungsweisen irgend wie auf einander zu beziehen seien, dass also Anlagenverlagerungen irgend welcher Art angenommen werden könnten. Wenngleich eine weitere Verfolgung dieser Gedankengänge zu einer wesentlichen Umgestaltung der Grundvorstellungen der Keimblätterlehre führen müsste, so wäre doch wenigstens die Möglichkeit abzusehen, derartig differente Entwicklungsprocesse in irgend einer Weise voneinander abzuleiten.

---

1) Nach MEISENHEIMER setzt auf das Blastulastadium sofort die Organogenese ein; das gemeinsame Blastoderm ist der Mutterboden für verschiedene selbstständig auftretende Organanlagen. Man könnte dagegen einwenden, dass der Gang der Entwicklung in einem Fortschreiten vom Allgemeinen zum Speciellen besteht. Die Keimblätter sind die allgemeinen Anlagen, aus denen erst die einzelnen Organanlagen herausgebildet werden. Man könnte sie als ein notwendiges Durchgangsstadium betrachten. Es ist auch zu erwägen, dass diese an den Mollusken gewonnenen Resultate sich nicht leicht verallgemeinern lassen. Es würde schwer sein, die Echinodermen-Entwicklung zu beschreiben, ohne sich der Terminologie der Keimblätterlehre zu bedienen. Hier, wie in so vielen anderen Fällen, ist die Abgliederung specieller Organanlagen von ersten allgemeinen Anlagen deutlich zu erkennen.

Während nach MEISENHEIMER die gemeinsame Anlage für Herz, Pericard, Niere etc. dem Ectoderm entstammt, liegen einige Angaben vor, die nach anderer Richtung deuten. Was die Anlage der definitiven Niere der Mollusken, also eines Theiles des in Rede stehenden Anlagencomplexes anbelangt, so wurde sie von RABL für Planorbis von den Mesodermstreifen abgeleitet. PÖTZSCH 1904 konnte nicht sicher entscheiden, ob die genannte Anlage bei Planorbis aus dem Ectoderm oder aus der Zelle *D* herstammt. WIERZEJSKI, welcher die Embryologie von Physa untersuchte (1905), spricht aus, dass die definitive Niere dieser Form mesodermal sei, wahrscheinlich auch das Herz, Pericard und die Geschlechtsdrüse. Ebenso hat PAUL HEYDER (1909) neuerdings für die Niere von Arion die mesodermale Abkunft wahrscheinlich gemacht. Somit ist die vorliegende Frage noch nicht für vollständig geklärt zu erachten.

Aehnlich divergirend sind auch noch die bisher vorliegenden Angaben bezüglich der ersten Herleitung der larvalen Urniere bei Mollusken und Anneliden. Es sei diesbezüglich auf MEISENHEIMER, WIERZEJSKI und WOLTERECK verwiesen.

Wir sind uns der Thatsache wohl bewusst, dass das ganze Gebiet der auf diese Fragen bezüglichen Forschung noch im Werden begriffen ist. Wenn BALFOUR in seiner Darstellung der Keimblätterlehre (Handb. d. vgl. Embryologie II, p. 298) sagt: „In den folgenden Blättern strebe ich daher auch mehr nur die Thatsachen zusammenzufassen, und die verschiedenen Theorien, die aufgestellt werden können, kritisch zu prüfen, als irgend eine eigene Ansicht dogmatisch vorzutragen“, so ist dies ein Standpunkt, der auch uns zur Richtschnur dienen kann. Indessen mag es vielleicht im Interesse der Erhaltung einer gewissen Continuität der Forschung gerathen sein, an gewissen allgemeinen Zusammenfassungen so lange festzuhalten, bis nicht entscheidende Beobachtungen vorliegen, welche die Unhaltbarkeit von Vorstellungen, die bisher durch zahlreiche Untersuchungen begründet zu sein schienen, in unanfechtbarer Weise darthun. Dieser letztere Zeitpunkt scheint uns noch nicht gekommen zu sein.

Die Einwände, welche man aus der Thatsache, dass bei manchen Formen, wie bei den Cestoden und Trematoden, ferner bei den Hirudineen, ein Theil oder das ganze (?) Ectoderm nur den Character einer provisorischen Hülle besitzt, die später abgeworfen wird, gegen die Grundsätze der Keimblätterlehre erhoben hat, sind vielleicht nicht allzu schwerwiegend. Denn es handelt sich in diesen Fällen weniger um einen Defect in der ersten Anlage differenter Keimesschichten, als um eine abnorme Verwendung derselben in den späteren Stadien. Im Uebrigen erscheinen diese Fälle noch nicht genügend geklärt. Für die Trematoden und Cestoden hat man ja bis in die letzte Zeit daran gezweifelt, ob diese fraglichen Hüllen überhaupt dem Embryo angehören oder ob sie eventuell den Dotterzellen entstammen. Wir gehen auf das Detail dieser Frage hier nicht näher ein. Der neuere Stand derselben ist bei GLAESNER (1910) zu ersehen, welcher in Bestätigung der Angaben von SCHUBMANN und ORTMANN für Distomum hepaticum auch bei Amphistomum sich überzeugen konnte, dass die Hüllmembran dem Ectoderm des Embryos entstammt. Für die Hirudineen würde vielleicht eine genaue Verfolgung des Furchungsvorganges, wie sie B. SUKATSCHOFF (F. 1903) für Nephelis durchgeführt hat, definitive Aufklärung

bringen. Es müsste der Versuch gemacht werden, die Furchungsbilder der Hirudineen und Oligochäten auf das Schema der Polychätenfurchung zurückzuführen. Vorläufig scheint es, sind wir noch nicht so weit. Wie sehr derartige Untersuchungen klärend wirken, ergiebt sich aus dem schönen Befunde Gerould's, der den Nachweis erbrachte, dass die embryonale Hülle von Sipunculus dem Prototroch gleichzusetzen ist. Da wir durch Woltereck wissen, dass der Prototroch bei der Metamorphose von Polygordius abgeworfen wird, so verliert das Verhalten der embryonalen Hülle von Sipunculus hierdurch seinen singulären Character.

Von manchen Seiten wird auch die Insectenentwicklung in einem der Keimblätterlehre ungünstigen Sinne gedeutet. Allerdings derzeit nicht mehr von Heymons, der ja in der Dotterzellenbildung der Insecten einen der Gastrulation vergleichbaren Vorgang erblickt und den Versuch gemacht hat, die Keimblätterbildung der Insecten durch Vermittlung von Scolopendra auf die Verhältnisse der Anneliden zu beziehen. Diese Beobachtungen sind sonach mit den Grundannahmen der Keimblätterlehre nicht unvereinbar. Wir kommen auf den derzeitigen Stand der Keimblätterfrage bei den Insecten unten noch ausführlich zurück. Hier sei bloss die Bemerkung angefügt, dass die Ansicht von Heymons, das Mitteldarmepithel der pterygoten Insecten entstamme zwei ectodermalen, vom Stomo- und Proctodaeum gelieferten Zellgruppen, von einer Reihe von Forschern getheilt wurde, während neuerdings sich eine gewisse Gegenbewegung bemerkbar macht. Nusbaum und Fuliński, Hirschler, Schwangart und Dickel konnten die Beobachtungen von Heymons nicht bestätigen und leiten die Mitteldarmanlage der Insecten auf das untere Blatt (primäres Entoderm = Mesentoderm) zurück. In diesem letzteren Falle würden die Insecten vielleicht auf noch einfachere Weise dem allgemeinen Keimblattschema entsprechen, als im Falle der ersterwähnten Annahme.

Eine Reihe von Einwänden gegen die Keimblätterlehre wurden von Garbowski in seinen „Morphogenetischen Studien, als Beitrag zur Methodologie zoologischer Forschung" 1903 zusammengestellt. Von diesen erledigen sich einige durch die Resultate inzwischen erschienener Untersuchungen, und andere erscheinen vielleicht etwas anfechtbar. Behauptungen, wie die, dass die Darmanlage der Ctenophoren „ausschliesslich aus mesodermalem Epithel bestehe" (p. 83), oder dass bei Sagitta die ursprüngliche Einstülpung nur eine secundäre Leibeshöhle liefere (p. 79), daher der Urmund der Autoren eher eine Pronephridialöffnung sei (p. 80), wird Mancher nicht beistimmen. Ebenso ist die Angabe, „dass ein echter Gastrulakeim . . . . den künftigen Organismus in effigie in dessen allen Theilen wie ein Glassturz zudeckt und aus sich herausformt, während der Einstülpungskeim von Amphioxus eine Art Untertasse sei, auf der sich der werdende Organismus aufzubauen hat" (p. 70), etwas dunkel.

Wenn sich Garbowski auf Trichoplax als eine primäre Form beruft, die sich dem Schema der Gastraeatheorie nicht einfügen lasse, so muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass das Räthsel dieser Form noch immer nicht befriedigend gelöst ist. Nach Krumbach soll Trichoplax die tigmotactisch modificirte Planula von Eleutheria Krohnii sein. Salinella kann nicht zur Grundlage weitgehender Speculationen dienen. Kein Mensch kann sagen, was hier eigentlich

vorgelegen hat. Es ist nicht ausgeschlossen, dass Beobachtungsirrthümer das Bild dieser Form wesentlich verschoben haben.

Die allgemeinen „methodologischen“ Ausführungen GARBOWSKI's gipfeln in dem Satze: „dass Kriterien für zoologische, physiologische und biologische Vergleichung nicht aus Formumwandlung (ontogenetisch und phylogenetisch genommen), sondern aus der Entwicklungsgeschichte der Lebensprocesse zu schöpfen sind“ (p. 160). Dem Autor hat hier vielleicht etwas Aehnliches vorgeschwebt, wie BRAEM, wenn Letzterer die Forderung aussprach, dass die Keimblätter nur als physiologisch characterisirt zu betrachten seien (vgl. p. 175). Es möchte aber schwer sein, derzeit solche Kriterien, wie sie dem Autor vorschweben, namhaft zu machen. Eine spätere Stelle (p. 167), an welcher der Autor den Weg andeutet, auf welchem seine physiologisch-morphogenetische Methode weiterführt, lautet: „wie werden wir vergleichen? was wird für uns „homolog“ sein, um auf dieses berüchtigte Wort zurückzukommen. Wenn wir der Sache bis auf den Grund gehen, dort, wo das Gebiet der Lebenserscheinungen an das Metaphysische grenzt, dann müssen wir wohl sagen, dass homolog für uns, streng genommen, nur das Leben selbst ist. Wir glauben nicht, dass Jemand gegen diesen Satz Einwand erheben wird. Aber dieser Satz sagt sowohl für Taxonomie als für Physiologie zu wenig aus und wiederum zu viel. Es wäre dann nämlich in der Praxis wohl Alles homolog. Alles das nämlich, was zu den Postulaten des Lebens gehört, wie die Einrichtungen für Ernährung und Ausscheidung, wie bei höheren Organismen das Umlaufssystem, die Leibeshöhle u. s. f. Also wirklich Alles, denn an functionslose Bestandtheile in den Organismen können wir einmal nicht glauben. Homolog in diesem Sinne sind ferner alle Knospungs- und Regenerationsfälle. Homolog sind alle Zellen in Folge ihrer totalen Prospectivität. Homolog ist schliesslich auch die Anpassungsfähigkeit“. Es scheint, dass der Autor hier den Ausdruck „homolog“ in einem von dem gewöhnlichen Gebrauche abweichenden Sinne verwendet.

Nach Allem scheint GARBOWSKI auf dem Standpunkt zu stehen, dass die Morphologie als Wissenschaft abzulehnen sei: Die vorstehend angeführten Stellen sollen dazu dienen, zu erklären, welche Ziele dem Autor bei der von ihm eingeschlagenen Forschungsrichtung vorschweben.

Zum Schluss noch einige Worte über das Verhältniss von determinativer und nicht determinativer Entwicklungsweise zur Keimblätterbildung. Es ist bekannt, welche erstaunlichen Fortschritte die vergleichende Embryologie der neueren Cell-lineageforschung, der Zurückführung bestimmter Anlagen auf einzelne Blastomeren verdankt. Manchem mag es wohl so scheinen, als ob die Keimblätterlehre durch diese bewunderungswürdigen Feststellungen zu einem überflüssigen Appendix der Embryologie geworden wäre. Denn wenn z. B. bei der Ascidien-Form Cynthia partita, wie wir durch CONKLIN wissen (vgl. oben p. 31 u. ff.), schon in frühen Furchungsstadien, ja eigentlich schon im ungefurchten, befruchteten Ei bestimmte, durch Dotter- und Pigmentvertheilung characterisirte „organbildende Keimbezirke“ gekennzeichnet sind, welche sich als Anlagen des Mitteldarmes, der Neurochordalplatte, des Mesoderms und der ectodermalen Keimeshälfte documentiren, so sehen wir, dass in diesen Fällen

die Anlagendifferenzirung weit früher einsetzt, als bei nicht-determinativer Entwicklungsweise. Hier erfolgt in der Periode der Gastrulation und der darauffolgenden Ausbildung von streifenförmig angeordneten Mesodermanlagen anscheinend nichts weiter, als dass durch Substanzumordnung die schon vorher gekennzeichneten Anlagen an die richtige Stelle im Keimesganzen verlagert werden. Das ist aber im Ganzen genommen kein unwichtiger, oder in unseren Betrachtungen zu vernachlässigender Vorgang. Wir werden auch für diese „Mosaikeier“ keineswegs absolute Selbstdifferenzirung der einzelnen Anlagen annehmen dürfen. Die Lagebeziehungen der einzelnen Anlagen zu einander, welche in der Periode der Keimblätterbildung hergestellt werden, können vielleicht auf die Entwicklungsrichtung, welche diese Anlagen weiter einzuschlagen haben, von bestimmendem Einfluss sein. Jedenfalls sind diese Substanzumordnungen des Keimes, welche der Periode der Keimblätterbildung überlassen sind, auch für die „Mosaikeier“ ein nothwendiges Mittel zur Herstellung jener Organgruppirung oder jenes Schichtenbaues, welcher für die weitere Ausbildung erforderlich ist. Daher sind diese Processe auch bei ihnen keineswegs in Wegfall gekommen.

Wir werden auch nicht vergessen dürfen, dass die Fälle von determinativer Entwicklung jedenfalls durch „precocious segregation“, durch vorzeitige Sonderung der Anlagen entstanden zu denken sind. Es handelt sich um möglichste Abkürzung der Embryogenese. Der Ascidienembryo entwickelt sich in 12 Stunden von der Befruchtung bis zur Herausbildung der kaulquappenähnlichen Form. Wir werden die Fälle von nicht-determinativer Entwicklung als diejenigen betrachten dürfen, welche das ursprünglichere Verhalten bewahrt haben.

Zwei Vorgänge sind es, welche die Keimblätterbildung der nicht-determinativen Formen characterisiren: 1) die Sonderung der Anlagen und 2) ihre Verlagerung an die ihnen zukommende Stelle im Ganzen. Beide Processe gehen hier so sehr Hand in Hand, dass uns vielfach eine bestimmte Anlage als abgegrenztes Keimesgebiet erst kenntlich wird, nachdem ihre Verlagerung erfolgt ist. Erst später setzen Processe der morphologischen resp. histologischen Differenzirung der die Anlage zusammensetzenden Zellen ein. Man möchte fast schliessen, dass die Vorgänge histologischer Sonderung erst durch die eingetretene Verlagerung ausgelöst werden. Bei determinativen Eiern dagegen ist ein gewisser Grad histologischer Kennzeichnung der Keimesgebiete schon vor der Periode der Substanzverlagerung kenntlich. Aber nichts hindert uns anzunehmen, dass auch hier gleichzeitig mit der Anlagenverlagerung wichtige qualitative Veränderungen an den letzteren vor sich gehen. Dies ist im Gegentheil recht wahrscheinlich.

Bei determinativer Entwicklung ist der Keim meist ein wenigzelliges Ganze. Darin ist es bedingt, dass die Verlagerungsprocesse an diesen aus wenigen, grossen Zellen bestehenden Anlagen im Hinblick auf die morphologische Anordnung des Ganzen vielfach weniger leicht zu verstehen und zu deuten sind, als bei nicht-determinativer Entwicklung. Was bei letzterer Form sich als eine aus zahlreichen Zellen zusammengesetzte Epithelfläche darstellt, die sich etwa durch Einfaltung zu einer bestimmten Organanlage entwickelt, ist vielleicht bei determinativer Entwicklung ein aus wenigen grossen Zellen bestehender, zusammengebackener Zellklumpen, der in toto verschoben

wird und in dem sich später ein Lumen ausbildet. Für den Forscher hat daher die Vergleichung einer nicht-determinativen Entwicklungsweise einer bestimmten Form mit dem determinativen Entwicklungsgang einer anderen verwandten einen besonderen Werth. Wir kennen kaum ein anziehenderes Gebiet, als die Vergleichung der Amphioxus-Entwicklung mit der Entwicklung der Ascidien, die wir unten eingehender durchgeführt haben.

Durch die vorstehenden Auseinandersetzungen sind wir darauf aufmerksam geworden, dass die Keimblätterbildung zwei Aufgaben zu erfüllen hat: Anlagenverlagerung und Anlagensonderung oder Differenzirung, wobei wir nicht immer oder nicht ausschliesslich bloss an ein sichtbares Differentwerden der Zellen zweier verschiedener Anlagen zu denken haben, sondern auch nicht sichtbare Veränderungen der Qualitäten zu berücksichtigen haben.

4. Speculationen über die Archigastrula.

Wir führen den Leser in speculatives Gebiet. Wer solchen Auseinandersetzungen abgeneigt ist, oder sie für überflüssig hält, mag diesen Abschnitt überschlagen.

Aus dem Stadium der Blastula entwickelt sich das Gastrulastadium, bei den verschiedenen Formen auf verschiedene Weise. Dementsprechend sind die zweischichtigen Keime der Metazoen auch recht verschiedenartig gestaltet. Es sei uns gestattet, die Frage zu berühren, welche von diesen Keimesformen als ursprünglich und welche als abgeleitet zu betrachten ist.

Auszuschliessen sind zunächst alle jene Fälle, in denen grössere Nahrungsdotteransammlungen den Gastrulationsact beeinflussen, also Fälle von Epibolie etc. Die Anhäufung derartiger Reservedepots ist offenbar eine adaptive Eigenthümlichkeit der betreffenden Embryonen, die nicht als ein urspüngliches Merkmal betrachtet werden kann.

Aber auch wenn wir unsere Betrachtung auf jene Fälle beschränken, in denen die Zellen des Keimes sämmtlich gleichgestaltet und in gleicher Weise mit Nahrungsdotterkörnchen durchsetzt sind, ein Zustand, der bekanntlich in Wirklichkeit niemals vollkommen realisirt ist — also etwa auf die Fälle mit adäqualer Furchung, so verbleibt noch immer eine verwirrende Menge verschiedener Arten der Gastrulation. Es kann eine Invagination der vegetativen Zellschicht stattfinden (embolische Gastrula), es können die Zellen des vegetativen Keimestheils durch Einwanderung ins Innere gelangen (polare Einwucherung), oder es kann vorkommen, dass die Entodermbildung sich nicht auf die vegetative Keimeshälfte beschränkt, dass sie apolar, d. h. auf der ganzen Oberfläche des Blastoderms stattfindet, wohin alle Fälle von multipolarer Einwanderung, Delamination etc. zu rechnen wären. Welche von diesen verschiedenen Arten der Sonderung der beiden primären Keimblätter ist als die ursprüngliche zu betrachten?

Die Antworten auf diese Frage waren mannigfaltige, fast ebenso mannigfaltig, wie die verschiedenen zu beobachtenden Formen des in Rede stehenden Sonderungsprocesses. Die Geschichte dieser Ansichten wurde von Bütschli in seinen „Bemerkungen zur Gastraeatheorie“ 1884, von Metschnikoff in seinen „Embryologischen Studien an Medusen“ 1886 und von Balfour (Handb. 2. Bd., p. 305, 1881)

gegeben, welche Autoren auch die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen Ansichten gegen einander abwägen und dieselben kritisch prüfen. Hier nur kurz Folgendes: Bekanntlich hat HAECKEL in seinen „Studien zur Gastraeatheorie (1877) die Invaginationsgastrula als den ursprünglichen Zustand, als Archigastrula, hingestellt. Wie dieser Zustand erworben worden sei, wurde nicht näher erörtert. Das Auftreten einer Einstülpung der Epithelschicht der vegetativen Keimeshälfte erschien als ein leicht verständlicher Vorgang, von dem die übrigen Arten der Sonderung der beiden primären Keimblätter sich ableiten liessen. Ihr stellte RAY LANKESTER 1881 seine sogenannte Planulatheorie gegenüber, welche sich auf die Vorgänge der Delamination in der Geryoniden-Entwicklung stützt und durch die Schemen der Fig. 105 erläutert wird. Für RAY LANKESTER ist das Blastocöl die ursprüngliche Darmhöhle (Fig. 105 *3* u. *4*), welches sich dadurch zu einer solchen qualificirte, dass in seinem Inneren verdauende Enzyme

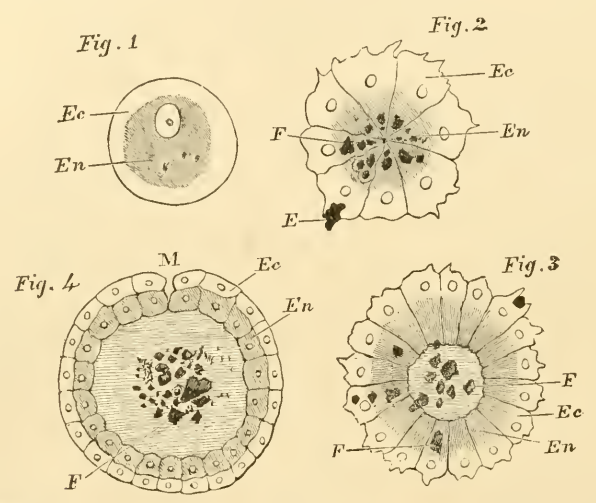


Fig. 105. Schemata zur Veranschaulichung der Ansichten RAY LANKESTER'S bezüglich der Entstehung einer Gastrula durch Delamination. Durchschnittsbilder. (Aus BALFOUR'S Handbuch.)

Fig. 1. Ei. Fig. 2. Ein Stadium in Furchung. Fig. 3. Beginn der Delamination nach Auftreten einer centralen Höhlung. Fig. 4. Am Ende der Delamination; der Mund bildet sich bei *M*. In Fig. 1, 2, 3 bedeutet *Ec* Ectoplasma, *En* Endoplasma. In Fig. 4 bedeutet *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm.

auftraten. Die Ernährung des ursprünglich einzelligen Protozoenzustandes war zunächst eine intracelluläre. Von einem Ectoplasma wurden feste Nahrungspartikelchen aufgenommen, welche im Endoplasma verdaut wurden (Fig. 105, *1*). Wenn sich später eine Protozoencolonie ausbildete, so behielten die inneren Enden der radiär gestellten Zellen diese verdauende Fähigkeit (Fig. 105 *2*). Bald aber entwickelte sich im Inneren eine besondere verdauende Cavität, die dem Blastocöl der einschichtigen Keimblase gleichzusetzen ist (Fig. 105 *3*). Zur intracellulären Verdauung trat nun die secretive Verdauung hinzu. Indem sich die Zellen der Wand tangential theilen, wurde die Form zweischichtig. Den äusseren Zellen verblieb die Function der Bewegung und Nahrungsbeschaffung, während den Zellen der inneren

Schicht die Verdauung und Resorption überlassen war. Später erst entwickelte sich der Mund, indem die Nahrungszufuhr sich auf eine bestimmte Stelle localisirte, an welcher dann ein Durchbruch eintrat (Fig. 105 *4*).

Schon BALFOUR wendet gegen LANKESTER's Ansicht ein, dass sie einen Typus der Abspaltung voraussetzt, welcher ausser bei Geryonia in der Natur gar nicht wieder vorkommt. Wie wir durch METSCHNIKOFF wissen, stimmt auch die Geryonia-Entwicklung nicht völlig mit dem aufgestellten Schema überein. Der Werth der Hypothese ist darin zu suchen, dass über die Ernährungsverhältnisse der betreffenden Formen bestimmte Vorstellungen entwickelt wurden.

Es entstand dieser Versuch aus der oben berührten Schwierigkeit, die Formen multipolarer Entodermbildung mit der polaren Form der Entodermbildung in Uebereinstimmung zu bringen. Auf dem gleichen Boden erwuchs auch METSCHNIKOFF's sogenannte Parenchymella- oder Phagocytella-Hypothese. Auch METSCHNIKOFF hält die multipolare Entodermbildung für die ursprüngliche Art der Sonderung. Indem einzelne Zellen sich in besonderer Weise der Function intracellulärer Verdauung widmeten, zogen sie sich ins Innere des Keimes zurück (Fig. 106), welches auf diese Weise von einer verdauenden soliden Parenchymmasse erfüllt wurde. Erst später kam in derselben durch Dehiscenz eine verdauende Cavität und durch Durchbruch der letzteren nach Aussen eine Mundöffnung zu Stande. Es ist kein Zweifel, dass die Ansichten METSCHNIKOFF's durch den Bau und die Entwicklungsweise der Embryonen vieler Cölenteraten gestützt werden. Der Autor beruft sich überdies auf den oben erwähnten Trichoplax, sowie auf eine von SAVILLE KENT beschriebene und als Protospongia bezeichnete Protozoencolonie.

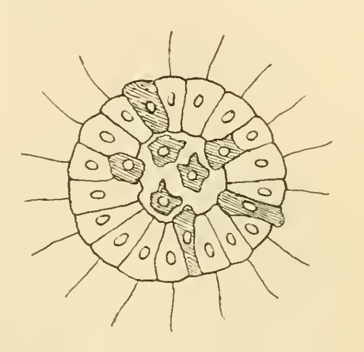


Fig. 106. Entstehung der Parenchymella (Phagocytella), Schema nach METSCHNIKOFF.
Einzelne Zellen der Wand wandern in das Blastocöl ein und füllen dasselbe aus. Andere Zellen erfahren eine Theilung mit paratangential gestellter Theilungsebene und es wandert sodann die innere Tochterzelle in das Blastocöl.

Der Standpunkt GOETTE's steht dem METSCHNIKOFF's nahe. Nur nimmt er unter Bezugnahme auf die Verhältnisse von Volvox an, dass die ins Innere einwandernden Zellen ursprünglich Urkeimzellen gewesen seien, welche sich später in Entodermzellen umwandelten.

BÜTSCHLI's Placula-Hypothese geht auf die Form einer Gonium-ähnlichen einschichtigen Zellplatte als ursprünglichsten Zustand zurück. Indem sich sämmtliche Zellen dieser Platte parallel zur Tafelfläche theilten (Fig. 107 *a* u. *b*), wird eine zweischichtige Platte erzeugt (Placula). Das Gastrulastadium entsteht durch Einkrümmung dieser Platte (Fig. 107 *c* u. *d*). BÜTSCHLI weist nach, dass auch die übrigen Formen der Entodermsonderung sich ungezwungen auf diesen Typus zurückführen lassen. Er stützt seine Ansicht auf Beobachtungen an gewissen Nematoden (Cucullanus), Rhabdonema, ferner auf placulaähnliche Zustände in der Entwicklung der

Oligochäten, Ascidien u. A. Die Cucullanus-Entwicklung hat neuerdings durch MARTINI besonders mit Rücksicht auf die Ableitung der Zellfolgen eine eingehende Bearbeitung erfahren. Die von BÜTSCHLI gemachten Angaben bezüglich des Processes der Einrollung der Placula wurden von diesem Autor bestätigt. Man könnte gegen BÜTSCHLI's Ansicht geltend machen, dass das Vorkommen eines placulaähnlichen Zustandes in der Keimesentwicklung der Metazoen verhältnissmässig selten ist. Das will aber nicht viel besagen. Den wichtigsten Einwand hat METSCHNIKOFF gemacht, wenn er darauf hinweist, dass das „placulaähnliche Stadium durch Abplattung einer früheren, mehr oder weniger blasenförmigen Blastula entsteht, und nicht umgekehrt, wie es die Theorie verlangt". In der That gehen bei den Ascidien und bei den Regenwürmern dem placulaähnlichen Zustande Keimesformen vorher, die man als rundliche Coeloblastulae bezeichnen muss.

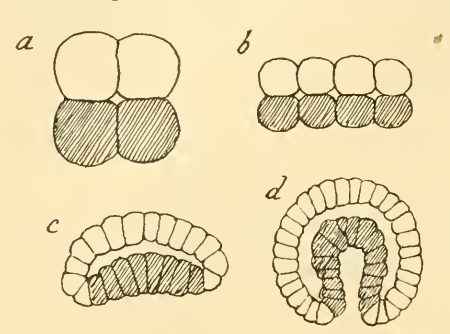


Fig. 107. Schemata zur Veranschaulichung der Ansichten BÜTSCHLI's über die Entwicklung einer Gastrula durch Einkrümmung einer zweischichtigen Placula. (Nach RHUMBLER.)
a Ei im Stadium 8, *b* Placula, *c* beginnende Einkrümmung, *d* Gastrula.

Recht lesenswerth sind auch die ruhigen und sachgemässen Erwägungen BALFOUR's zur vorliegenden Frage. Seine Ansicht neigt sich schliesslich in der Richtung gegen die Invaginationsgastrula.

Wir glauben nicht, durch die vorstehenden kurzen Inhaltsangaben den durchdachten Ausführungen der genannten Autoren nur einigermassen gerecht geworden zu sein. Das ganze Gebiet erforderte eigentlich eine eingehendere Behandlung. Eine solche würde nach verschiedenen Richtungen nicht ohne Wert sein, da sie zur Erwägung principieller Fragen Anlass giebt, wie man am besten aus den Ausführungen von BÜTSCHLI ersehen kann. Wir beabsichtigen auch nicht in genauerer Weise eventuelle Schwächen oder anfechtbare Punkte der angedeuteten Gedankenreihen namhaft zu machen. Einige Einwände wurden ja schon kurz berührt. Auch könnten wir auf p. 187 verweisen, wo wir ein paar Thatsachen anführten, welche dafür zu sprechen scheinen, dass die multipolare Art der Entodermbildung sich von der polaren herleitet. Hier sei nur der Versuch gemacht, zu untersuchen, ob die Annahme, dass die Invaginationsgastrula den ursprünglichen Modus der Sonderung darstellt, sich in irgend einer plausiblen Weise begründen lässt.

Bevor wir aber an diese Aufgabe gehen, wollen wir darthun, welche Anforderungen wir an eine stammesgeschichtliche Auseinandersetzung stellen, wenn sie einigermassen acceptabel sein soll. Wir berühren uns in diesem Punkte mit BÜTSCHLI:

1) Es muss die ganze Reihenfolge der Uebergänge oder Zwischenstufen zwischen zwei auf einander zu beziehenden Bildungen bekannt und durch ontogenetische Beobachtungen beglaubigt sein.

2) Es muss der Versuch gemacht werden, für jede dieser Zwischenstufen nachzuweisen, dass sie lebensfähig und functionstüchtig war.

Es werden hier physiologische Gesichtspunkte in erster Linie in Frage kommen. Es wird das in sein Recht zu treten haben, was vielleicht Garbowski vorschwebte, wenn er von einer „Entwicklungsgeschichte der Lebensprocesse“ spricht. Morphologisch lässt sich Vieles ableiten. Etwas anderes ist es, dem mit der erfolgten Umformung verbundenen Functionswechsel wenigstens in hypothetischer Weise einigermassen näher zu treten. In unserem speciellen Falle handelt es sich um die Hervorbildung des primären Verdauungsorganes. Es muss sonach eine Aenderung in der Ernährungsweise der betreffenden Formen stattgefunden haben.

3) Es muss der Nachweis versucht werden, dass jede einzelne der angenommenen Zwischenstufen gegenüber der vorhergehenden einen Fortschritt bedeutet. Denn wir sind der Ansicht, dass nur solche Veränderungen sich erhalten konnten, mit deren Erwerbung ein bestimmter Vortheil für das betreffende Lebewesen verbunden war.

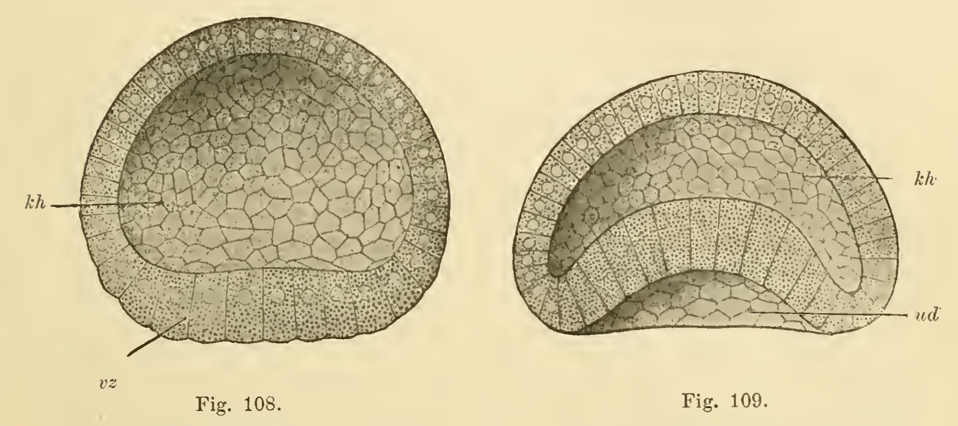


Fig. 108. Fig. 109.

Fig. 108. Spätere Coeloblastula von Amphioxus mit beginnender Abflachung der vegetativen Hälfte. (Nach Hatschek, aus O. Hertwig).
Kh Blastocöl, *vz* vegetative Zellen.

Fig. 109. Junges Gastrulastadium von Amphioxus. (Nach Hatschek, aus O. Hertwig.)
Kh Blastocöl, *ud* Urdarm.

Die einzelnen Vorgänge bei der Ausbildung einer Invaginationsgastrula sind bekannt genug. Wir beziehen uns auf das geläufige Beispiel von Amphioxus (Fig. 108 und 109). Eine Betrachtung der ersten Stadien, in denen die bilaterale Symmetrie des Keimes noch weniger hervortritt, wird genügen. Die Coeloblastula von Amphioxus ist kugelrund, doch ist eine Hauptaxe deutlich gekennzeichnet. Es entwickelt sich zunächst eine Abflachung der Gegend des vegetativen Poles (Fig. 108). Später wird daselbst eine ganz seichte Einbuchtung gebildet (Fig. 109); diese wird immer tiefer, der Urmund verengt sich. Der Urdarm ist zur Entwicklung gekommen. In die Sprache phylogenetischer Speculationen übersetzt, bedeutet das ungefähr Folgendes. Ursprünglich war eine Volvox-ähnliche, kugelige Protozoencolonie als Ausgangspunkt der Metazoenreihe vorhanden. Letztere entwickelte an einer bestimmten Stelle eine Abflachung, später eine Delle, noch später eine tiefere Einbuchtung. Die Function der Nahrungsaufnahme wurde an diese Stelle verlegt.

Die Schwierigkeit liegt in folgendem. Wie ist es plausibel zu machen, dass eine Abflachung der Oberfläche oder eine ganz seichte Einbuchtung einen Vortheil in der Lebensführung der betreffenden Formen bedeuten konnte? Dass ein vollentwickelter Darmcanal von Vortheil sein mag, lässt sich vertreten, aber die Anfangsstufen?

Zunächst beachten wir Folgendes. Die Blastula von Amphioxus ist keine freischwimmende Form. Freischwimmende Blastulae z. B. die von Aequorea (nach Claus, vgl. unten Fig. 135 erste Figur links) geben uns vielleicht ein besseres Bild von diesen ursprünglichen Lebensformen. Sie sind ovoid gestaltet, es hat sich an ihnen eine Hauptaxe herausgebildet und sie schwimmen in der Richtung dieser Hauptaxe, den animalen Pol voraus, den vegetativen nach hinten gerichtet, gleichzeitig den ganzen Körper um die Hauptaxe als Drehungsaxe rotirend. Dieses monaxone, heteropole Stadium entwickelt sich bei Aequorea aus einer ursprünglich kugelförmigen, blastulaähnlichen Vorstufe. Wir dürfen vielleicht dies Ergebniss in unsere Spekulationen aufnehmen. Die kugelförmige, Volvox-ähnliche Protozoencolonie hat zunächst eine Aenderung der Bewegungsweise erfahren [1]). Aus einer ursprünglich gleichmässig nach allen Richtungen rotirenden Form wurde eine Form mit bestimmter Bewegungsrichtung. Das mag von Vortheil gewesen sein. Heliotaxis oder Oxygenotaxis mag an der Arbeit gewesen sein, um die Protozoencolonie zu einer Einrichtung möglichst rascher und sicherer Bewegung zu veranlassen.

Wie ernährte sich die betreffende Protozoencolonie? Anfangs wahrscheinlich durch Aufnahme kleinster Nahrungspartikelchen und durch intracelluläre Verdauung, an der sich zunächst sämmtliche Zellen der Colonie in gleicher Weise betheiligten. Als aber eine Hauptaxe als die Bewegungsrichtung bestimmend in Function trat, sahen sich die Zellen nach ihrer Lage zu den Polen dieser Hauptaxe bezüglich der Nahrungsaufnahme unter verschiedenen Bedingungen. Lässt man eine derartige Larvenform in Seewasser schwimmen, in welchem Carminkörnchen suspendirt sind (wir verwendeten hierzu vor Jahren die Larve von Oscarella), so bemerkt man Folgendes. Dass die Carminkörnchen von den Zellen der Larve aufgenommen wurden, war nie zu bemerken; die Oscarella-Larve scheint in dem blastosphaeraähnlichen Stadium noch nicht Nahrung aufzunehmen. Aber es zeigte sich, dass die Carminkörnchen in der Nähe des vorderen Poles durch die Strömungen im Wasser weggeschleudert wurden. An den hinteren Pol wurden sie dagegen durch den bei der Vorwärtsbewegung der Larve erzeugten Rückstoss des Wassers herangedrängt. Hier ist sonach die Stelle gegeben, welche für die Nahrungsaufnahme am günstigsten sein musste. Wenn sich an dieser Stelle eine Abflachung entwickelte, so wurde der todte Raum, in welchem sich Nahrungspartikel ansammeln konnten, vergrössert. Noch günstiger musste es aber sein, wenn sich eine, wenn auch nur flache Einbuchtung ausbildete. Dass die später eintretende weitere Vertiefung von Vortheil sein musste, ist zuzugeben. Hier handelt es sich um

---

1) Wir befinden uns bezüglich dieses Punktes in Uebereinstimmung mit C. Rabl, welcher bereits 1879 in seiner Planorbis-Arbeit die monaxone Grundform der Bilaterien aus einer ursprünglich homaxonen nach ganz ähnlichen Gesichtspunkten abgeleitet hat.

die mit der ersten auftretenden Abflachung oder schwachen Einbuchtung verbundenen Vortheile. Diese Anfänge des Urdarms waren ein Fangraum für Nahrungspartikelchen.

Man könnte vielleicht gegen die vorstehenden Deductionen einwenden, dass das Beispiel der Oscarella-Larve insofern ungünstig gewählt ist, weil bei den Spongien die verdauende Schicht gerade dem vorderen Pole der Larve entstammt, während dies bei den Planulastadien der Cnidarier umgekehrt ist. Da aber — wie erwähnt — die Spongienlarven noch keine Nahrung aufnehmen, so konnte es für sie von diesem Gesichtspunkte aus gleichgiltig erscheinen, in welcher Richtung sie schwimmen. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass bei den Spongienlarven die Richtung des Schwimmens sich umgekehrt hat. Eine andere, in neuerer Zeit vielfach vertretene Deutung der Spongienlarven bringt sie den Planulis der Cnidarier noch näher. Demzufolge wäre auch bei den Spongienlarven der nach vorne gerichtete Pol der animale Pol. Hiervon später Ausführlicheres.

Der vorliegende Entwurf soll zeigen, dass es möglich ist, unter der Annahme, dass die Invaginationsgastrula den ursprünglichen Modus darstellt, eine Ableitung auszudenken, welche den oben aufgestellten Postulaten einigermassen entspricht. Wir wissen, dass es sich hierbei mehr um ein Spiel der Phantasie handelt. Ganz ohne Werth können derartige Erörterungen nicht sein, da wir sehen, dass eine Reihe oben namhaft gemachter Forscher (von Haeckel bis Balfour) sich mit ihnen beschäftigte. Schliesslich handelt es sich bei ihnen um Fragen, die wir uns in jedem speciellen Falle embryologischer Erkenntniss vorlegen, ob eine zu beobachtende Organbildung auf frühere Zustände zurückzubeziehen oder als neu aufgetreten zu betrachten sei und welchen Zwecken sie im Lebenshaushalte der betreffenden Form diene. Dass diese Fragen um so schwieriger zu erörtern sind, je weiter wir in der Reihe organischer Formen zu immer einfacheren Zuständen zurückschreiten, ist eine bekannte Sache.

5. Die Endstadien der Furchung.

Bevor wir eine Schilderung der verschiedenen Typen der Keimblätterbildung unternehmen, wird es dienlich sein, die verschiedenen Endstadien der Furchung näher ins Auge zu fassen. Wie erwähnt, betrachtet man das sogenannte Blastula-Stadium als denjenigen Keimzustand, welcher das Ende der Furchung und den Anfang der Keimblätterbildung kennzeichnet. Man denkt dabei gewöhnlich an eine hohle, einschichtige Keimblase, wie sie etwa bei Amphioxus gefunden wird. In Wirklichkeit sind aber die Stadien dieser Entwicklungsstufe sehr verschiedenartige, und dieser Mannigfaltigkeit haben wir nun näher zu treten. Wir unterscheiden:

1) die adäquale Coeloblastula. Sie besteht aus einer die Oberfläche des Keimes rings umkleidenden einschichtigen Epithelschicht (Blastoderm) und einer im Inneren gelegenen Höhle (Blastocöl, Fig. 110). Letztere ist scheinbar von einer homogenen Flüssigkeit, in manchen Fällen jedoch wohl eher von einer colloiden Substanz (Gallertkern der Echinodermen) erfüllt. Die relative Mächtigkeit von Epithelschicht und Innenraum ist wechselnd. Wenn das Blastocöl umfangreicher ist, so hat das Epithel des Blastoderms

den Character eines cubischen Epithels (Fig. 110). Wenn aber das Blastocöl klein ist und die Epithelschicht an Mächtigkeit gewinnt, so nehmen die Zellen des Blastoderms Prismen- oder Pyramidenform an (Fig. 111). Meist sind die Zellen ziemlich gleich gross und von gleicher Beschaffenheit. Nur in den Fällen ausgeprägter determinativer Entwicklung machen sich Grössendifferenzen oder Unterschiede in der Pigmentvertheilung (Strongylocentrotus) bemerkbar. Nicht selten ist die Epithelschicht der vegetativen Zone etwas höher, als die der animalen. Diese Differenzen führen zum nächstfolgenden Typus hinüber. Durch ähnliche minutiöse Grössendifferenzen kann auch bereits ein bilateral-symmetrischer Bau der Coeloblastula zum Ausdruck kommen (Amphioxus).

Was die Gestalt der adäqualen Coeloblastula anbelangt, so ist sie bei jenen Formen, deren Blastula sich innerhalb der Eihüllen entwickelt (und das ist der häufigere Fall), gewöhnlich kugelig. Es finden sich aber bei Cölenteraten freischwimmende Coeloblastulae, die an der Oberfläche mit Geisseln bedeckt sind (unten Fig. 135). Diese erscheinen dann in der Richtung der primären Eiaxe gestreckt,

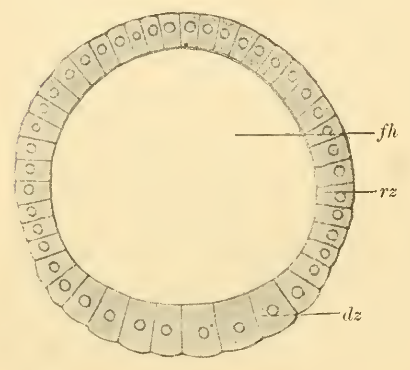


Fig. 110.

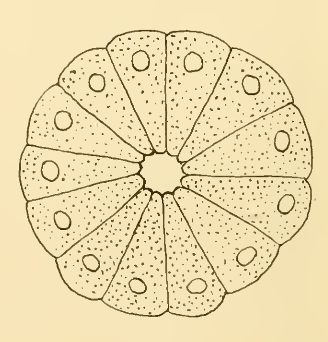


Fig. 111.

Fig. 110. Adäquale Coeloblastula von Amphioxus. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG.)
fh Blastocöl, *dz* Zellen der vegetativen Hälfte.
Fig. 111. Coeloblastula von Sagitta. (Nach O. HERTWIG.)

ovoid oder elliptisch. Auch bei den Spongien kommen derartige freischwimmende, coeloblastula-ähnliche Zustände vor (Ascetta, Oscarella, Placina).

Die adäquale Coeloblastula findet sich bei einigen Cölenteraten, bei Nematoden, bei Sagitta, Balanoglossus, den Echinodermen, Phoronis, Brachiopoden und bei Amphioxus. Auch bei den Formen mit spiralem Furchungstypus fehlt sie nicht vollständig. Man beobachtet sie bei den Nemertinen. Auch unter den Anneliden (Polygordius und Podarke) sowie unter den Mollusken nähern sich einige Formen diesem Typus.

Sie entsteht meist durch adäquale Furchung. Es muss aber darauf aufmerksam gemacht werden, dass in einigen seltenen Fällen der adäqualen Coeloblastula eine deutliche inäquale Furchung vorhergehen kann. So bei Nausithoë nach METSCHNIKOFF und bei den Echiniden.

Die Gastrulabildung vollzieht sich an ihr häufig durch Invagination. Es kann aber auch polare Einwucherung oder irgend einer der verschiedenen Typen multipolarer Entodermbildung vorkommen.

2) Die inäquale Coeloblastula. Sie ist von der vorstehenden Form dadurch zu unterscheiden, dass die Zellen der animalen Region bedeutend niedriger sind, als die in der Nähe des vegetativen Poles. Es entwickelt sich sonach eine ungleiche Dicke der Wandschicht (Fig. 112). Dementsprechend erscheint das Blastocöl, welches in den meisten Fällen ziemlich klein ist, excentrisch gelagert oder gegen den animalen Pol verschoben. Meist sind die grösseren Zellen der vegetativen Hälfte durch grösseren Dottergehalt gekennzeichnet. Seitlich findet zwischen ihnen und den Zellen der animalen Region ein allmählicher Uebergang statt. Da viele Fälle determinativer Keimesentwicklung hierher gehören, so finden sich, von der ungleichen Dottervertheilung abgesehen, auch sonstige structurelle Differenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht selten angedeutet.

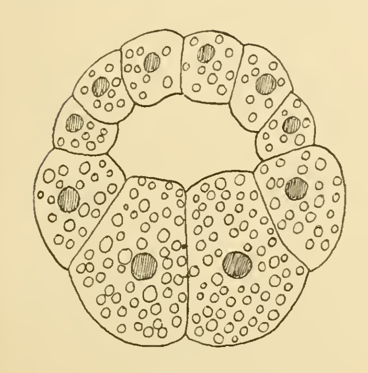


Fig. 112.

Fig. 113.

Fig. 112. Inäquale einschichtige Coeloblastula von Flustrella hispida. Schematischer Durchschnitt nach R. M. PACE, née CLARK.

Fig. 113. Mehrschichtige inäquale Coeloblastula von Triton taeniatus. (Nach O. HERTWIG.)

fh Blastocöl, *dz* Zellen der vegetativen Hälfte.

Die Gestalt ist meist kugelig, selten etwas länglich. Wie beim vorherigen Typus, so finden sich auch hier die verschiedensten Varianten in Bezug auf Dicke der Wand, Grösse der Furchungshöhle etc. Sie ist bei den Formen mit Spiraltypus der Furchung weit verbreitet, also bei Polycladen, Anneliden und Mollusken, findet sich aber auch gelegentlich bei anderen Formen, z. B. bei Bryozoen. Einen eigenartigen Character hat die Blastula der Holoblastier unter den Vertebraten (Fig. 113), insofern hier eine mehrschichtige Anordnung der Zellen der Wand vorkommt. Es ist, als ob die Fähigkeit der Vertebraten vielschichtige Epithelien auszubilden, sich schon in diesen frühen Stadien der Entwicklung geltend machte.

Die inäquale Coeloblastula entsteht durch totale inäquale Furchung. Die Gastrulation kann durch Invagination oder durch polare Einwucherung erfolgen. Weitaus der verbreitetste Typus ist aber hier die Epibolie.

3) Die Sterroblastula. Wir haben gesehen, dass das Blastocöl von verschiedener Grösse sein kann. Manchmal ist es recht klein, fast verschwindend. In anderen Fällen fehlt es vollständig. Solche solide Keime werden dann als Sterroblastula (GOETTE) bezeichnet. Je nachdem die Zellen der Sterroblastula, die sich dann im Centrum treffen müssen, sämmtlich gleich gross oder aber von verschiedener Grösse sind, müssten wir eine äquale von einer inäqualen Sterroblastula trennen. Bei der ersteren liegt der Punkt, in welchem sich die Scheitelpunkte der pyramidenförmigen Blastomeren treffen, dann wirklich im Centrum des Keimes (Fig. 114). Es ist ein verhältnissmässig seltenes Vorkommen (Lucernaria). Häufiger ist die inäquale Sterroblastula (Fig. 115), bei welcher der eben erwähnte Vereinigungspunkt excentrisch, gegen den animalen Pol verschoben ist. Dieser Typus kommt den Rotiferen zu, ferner einigen Anneliden (so besonders Nereis nach GOETTE, v. WISTINGSHAUSEN und E. B. WILSON), ferner werden wir wohl auch die soliden Keime der Trematoden und Cestoden hierher zu rechnen haben.

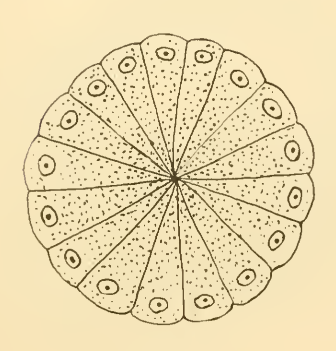


Fig. 114.

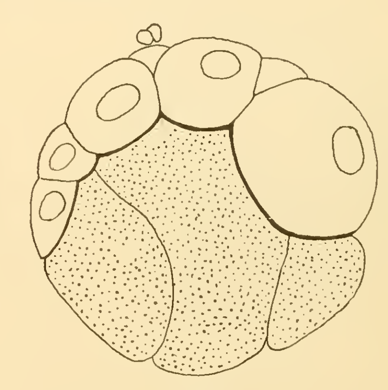


Fig. 115.

Fig. 114. Aequale Sterroblastula von Lucernaria im Durchschnitt. Schematisch nach R. S. BERGH.

Fig. 115. Inäquale Sterroblastula von Nereis. Der Keim besteht aus 38 Zellen. Schematisch nach E. B. WILSON.

Die äquale Sterroblastula entwickelt sich aus adäqualer Furchung. Die Keimblätterbildung gehört hier dem multipolaren Typus an.

Der inäqualen Sterroblastula geht totale inäquale Furchung vorher. Die Gastrulation findet in der Regel durch Epibolie statt.

4) Die Morula. Bei den bisher behandelten Keimesformen verliefen die Zelltheilungen meist mit paratangential gestellter Spindel. Daher wurden Theilungsebenen erzeugt, die eine radiale Richtung einnehmen. Es kommt nun in einer Anzahl verhältnissmässig seltener Fälle vor, dass frühzeitige Theilungen mit radiär gestellter Spindel einsetzen. Es werden dann die Theilungsebenen eine paratangentiale Lage einnehmen, d. h. es wird sich um Periclinen im Sinne von SACHS handeln (p. 171). Bei derartigen Theilungen wird das eine Theilstück an der Oberfläche verbleiben, während das andere in das Innere des Keimes geräth. Wir erhalten auf diese Weise eine solide Zellansammlung, die durch und durch aus ziemlich gleichartigen Zellen

zusammengesetzt ist (Fig. 116). Man könnte diese Form vielleicht auch als eine Sterroblastula mit mehrschichtiger Wand betrachten. Derartige Vorkommnisse sind vielfach für verschiedene Cölenteraten beschrieben worden, ihrem eigentlichen Wesen nach aber recht schwer zu deuten. Man könnte daran denken, dass es sich um Fälle frühzeitig einsetzender Entodermbildung handelt. Hiervon unten unter dem Schlagwort: Morula-Delamination noch Ausführlicheres.

5) Die Placula. Denken wir uns auf eine adäquale Coeloblastula einen Druck in der Richtung der Hauptaxe ausgeübt derart, dass ihre beiden Pole eine Abflachung erfahren, so würden wir schliesslich zu einer Keimesform gelangen, welche die Gestalt einer zweischichtigen Zellplatte annimmt (Fig. 117). Der Rand der Platte würde dem Aequator der Coeloblastula entsprechen. Die eine Fläche würde als animale, die andere als vegetative Hälfte zu betrachten sein. Derartige Keimesformen kommen bei manchen Nematoden (Cucullanus, Rhabdonema), bei einigen Regenwürmern und bei den Ascidien, auch bei Phoronis (Fig. 124 *A*) vor. Sie entwickeln

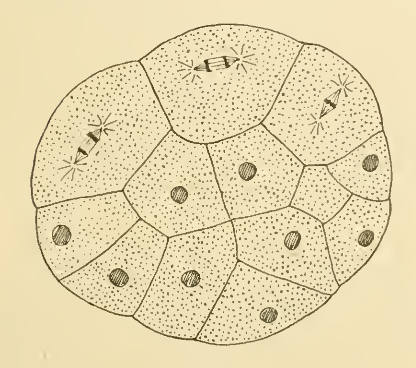


Fig. 116.

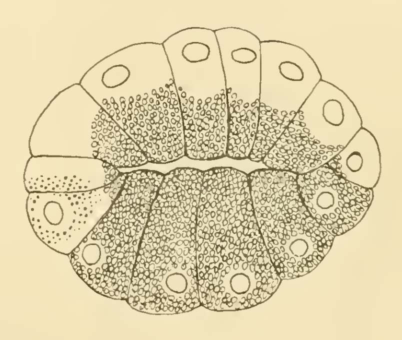


Fig. 117.

Fig. 116. Morula von Clava squamata im Durchschnitt. 32-zelliges Stadium. (Nach K. Harm.)

Fig. 117. Placula von Cynthia partita im Medianschnitt. Der Keim besteht aus 64 Zellen. (Nach Conklin.)

sich thatsächlich im Sinne der obigen Ausführungen aus einem vorhergehenden coeloblastulaähnlichen Stadium. Die Gastrulation erfolgt zum Theil durch Epibolie, indem nämlich die ectodermale (animale) Zellschicht die entodermale an den Rändern der Platte überwächst, zum Theil aber durch Einkrümmung des ganzen flachgedrückten Keimes.

6) Die Amphiblastula der Spongien. Der Ausdruck „Amphiblastula" wurde von Haeckel zur Bezeichnung der inäqualen Coeloblastula eingeführt. Er hat sich als specielle Benennung der freischwimmenden Stadien einiger Kalkschwämme und der Gummineen (?) erhalten. Während bei der inäqualen Coeloblastula die kleineren Zellen der animalen Hälfte mit den grösseren der vegetativen Zone durch allmähliche Uebergänge verbunden erscheinen, ist bei der Amphiblastula der Spongien meist eine scharfe Grenze zwischen einer bewimperten, aus Prismenzellen bestehenden Schicht und einer aus grossen, körnchenhaltigen Zellen zusammengesetzten Hälfte ausgeprägt.

Als Typus der Amphiblastula mag das betreffende Stadium von Sycandra (Fig. 118) betrachtet werden. Es muss erwähnt werden, dass ihm eine Einstülpungsform, die sogenannte Pseudogastrula, vorhergeht. Da sonach die Amphiblastula der Spongien nicht als Endstadium der Furchung im strengen Sinne des Wortes zu betrachten ist, so könnte es zweifelhaft erscheinen, ob sie hier überhaupt angeführt zu werden verdient. Wir kommen auf die Deutung dieser Form unten zurück (vgl. den Abschnitt: Keimblätterbildung der Poriferen).

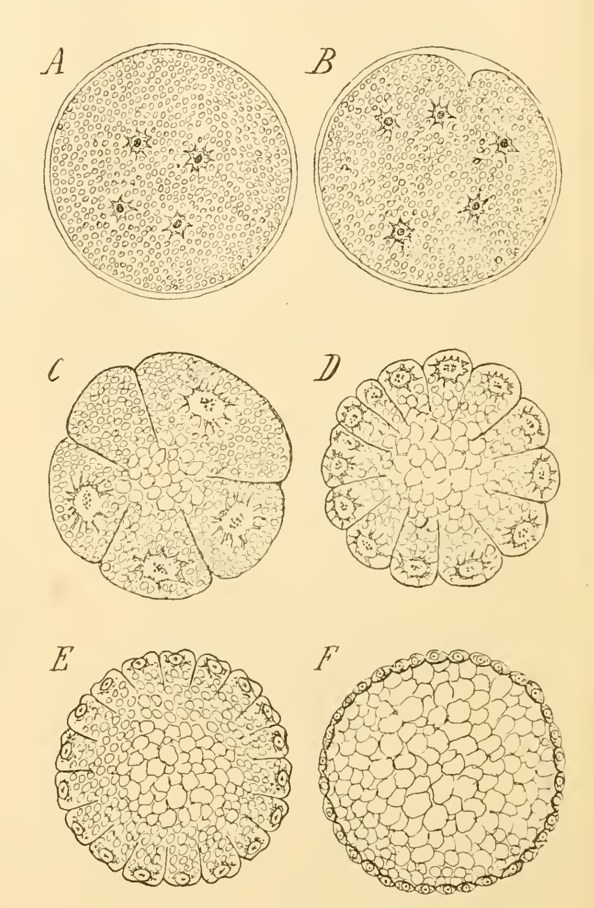


Fig. 118. Fig. 119.

Fig. 118. Die Amphiblastula von Sycandra raphanus. (Nach F. E. Schulze.)
Fig. 119. *A—F* Sechs auf einander folgende Stadien der Furchung von Dromia an Schnitten. (Nach Cano.)
A und *B* intravitelline Kernvermehrung, *C—E* Ausbildung der Dotterpyramiden. *F* superficielle Blastula.

7) Die superficielle Blastula (Periblastula nach Haeckel). Es ist dies das Endstadium der superficiellen Furchung (vgl. p. 115) und besteht aus einer oberflächlichen Schicht von meist gleichgearteten Zellen (Blastoderm) und einer das Innere erfüllenden Nahrungsdottermasse (Fig. 119 *F*). Ein Blastocöl fehlt hier scheinbar vollständig. Man pflegt die superficielle Blastula gewöhnlich in der Weise zu beschreiben, dass man sagt, das Blastocöl sei durch die Nahrungsdottermasse vertreten. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse complicirter. Bei Betrachtung der vorhergehenden Furchungsstadien ergiebt sich, dass die Blastomeren einen pyramidenförmig ins Innere ragenden

Dotterantheil besitzen (sogenannte Dotterpyramiden, Fig. 119 *C* und *D*), und dass häufig im Centrum ein ziemlich kleines, aber deutlich entwickeltes Blastocöl vorhanden ist, das sich in seltenen Fällen, so bei Macrotoma vulgaris (nach Uzel, Fig. 74, p. 123) bis in spätere Stadien erhalten kann. Der Nahrungsdotter ist sonach anfangs in den proximalen Blastomerentheilen gelegen. Erst später trennen sich die kleinen protoplasmatischen Theile der Blastomeren an der Oberfläche von den Dotterpyramiden ab, und letztere confluiren unter einander und erfüllen gleichzeitig die centrale Furchungshöhle. Was uns sonach an der vollentwickelten superficiellen Blastula als gemeinsame Dottermasse entgegentritt, ist ein gemischtes Product, welches genetisch auf die Dotterantheile der Blastomeren (Dotterpyramiden) und auf den Inhalt der Furchungshöhle, der in manchen Fällen auch dotterartiger Natur sein kann (centrale Dotterkugel von Astacus, p. 124, Fig. 76) zurückzuführen ist. Für die Klärung unserer Anschauungen über diese Verhältnisse sind hauptsächlich jene Formen von Wichtigkeit, deren Furchung anfangs eine totale und erst in späteren Stadien eine superficielle ist.

Meist finden sich in der gemeinsamen Dottermasse der superficiellen Blastula keine Zellkerne oder zellähnliche Structuren. Eine Ausnahme machen jedoch die Insecten. Bei den pterygoten Insecten besonders ist es ein weitverbreitetes Verhalten, dass schon während der Blastodermbildung einzelne Zellen (Dotterzellen, d. h. Kerne mit umgebendem Plasma, also eigentlich Energiden) im Nahrungsdotter zurückbleiben. Diese Vitellophagen führen später die sogenannte Dotterfurchung der Insecten herbei. Da man sie dem Entoderm zuzurechnen pflegt, so haben manche Autoren die superficielle Blastula der Insecten als einen zweischichtigen Keim, als ein modificirtes Gastrulastadium betrachtet. In diesem Falle würde ein echtes Blastulastadium den Insecten fehlen und die Blastodermbildung gleichzeitig mit der Keimblätterbildung einsetzen. Die Deutung dieser Verhältnisse soll uns noch unten im Abschnitt: über Keimblätterbildung der Insecten eingehender beschäftigen.

8) Die discoidale Blastula (Discoblastula Haeckel). Sie findet sich bei den Formen mit discoidalem Furchungstypus und lässt sich von der inäqualen Coeloblastula ableiten unter der Annahme, dass Nahrungsdotteransammlung die Trennung der grossen vegetativen Blastomeren von einander verhindert. Für diese Ableitung ist die Betrachtung der Furchungsvorgänge bei Salamandra, bei Amia und Lepidosteus von Wichtigkeit. Die discoidale Blastula besteht aus einer scheibenförmigen Zellenkappe (Keimscheibe), welche einer ungefurchten Dotterkugel aufsitzt (Fig. 120). Ein Blastocöl kann fehlen oder als Spaltraum unter der Keimscheibe angedeutet sein.

Wir hätten hier die einschichtige Discoblastula der Scorpione (Fig. 120) und Cephalopoden (Fig. 121, vgl. oben p. 140 ff.) von der mehrschichtigen Form der Pyrosomen (Fig. 97 p. 144) und Vertebraten (Fig. 122) zu unterscheiden. Die Gastrulation erfolgt auf verschiedene Weise. Theoretisch haben wir hier zwei Formen der Gastrulation zu unterscheiden: 1) Die randständige Discogastrula, bei welcher die Bildung des primären Entoderms durch einen Umschlagungsprocess des Keimscheibenrandes oder durch einen auf einen solchen zurückführbaren Einwucherungsprocess erfolgt. Wir dürfen diesem Schema zurechnen die Vorgänge bei den Cepha-

lopoden und bei den meroblastischen Anamniern unter den Vertebraten (Discogastrula im Sinne von HAECKEL) und 2) die flächenständige Discogastrula, bei welcher eine Einstülpung oder

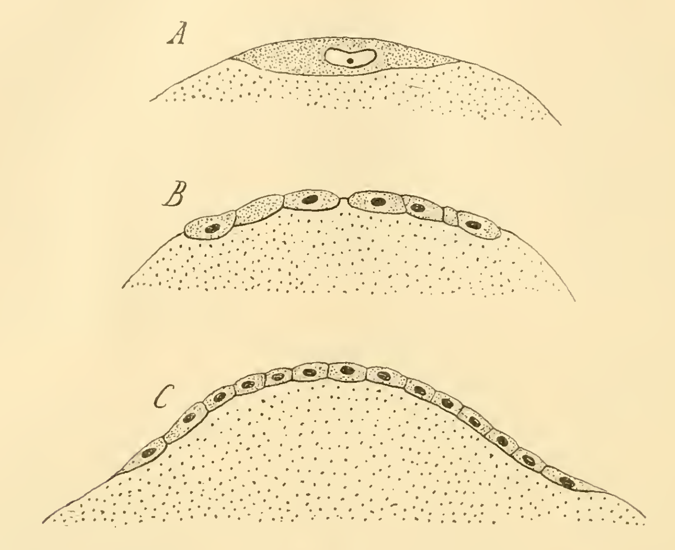


Fig. 120. Entwicklung der einschichtigen Discoblastula von Euscorpius carpathicus im Durchschnitt. (Nach A. BRAUER.)
A ungefurchte Keimscheibe von einem unreifen Ei mit Keimbläschen, *B* Furchungsstadium, *C* ausgebildetes Blastoderm.

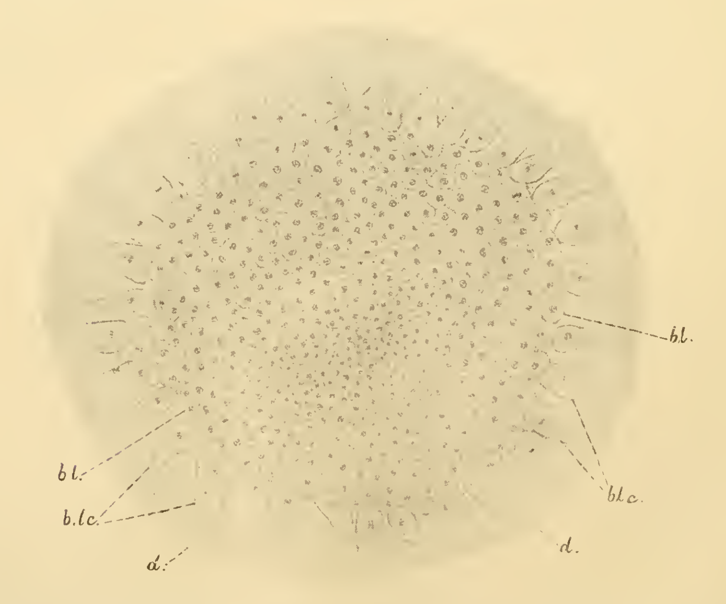


Fig. 121. Einschichtige Discoblastula von Sepia officinalis von der Fläche betrachtet. (Nach VIALLETON.)
bl Blastomeren, *blc* Blastoconen, *d* Dotter.

Einwucherung im Bereiche der Fläche der Keimscheibe zu beobachten ist. Hierher würde die Keimblätterbildung der Scorpione und der Amnioten zu rechnen sein. Ob jene wenig geklärten Fälle, in denen die Bildung der Keimblätter durch eine Art Delamination im Bereiche der Keimscheibe vor sich zu gehen scheint, wie dies für die Pyrosomen und zum Theil auch für manche Vertebraten angegeben wurde, die Aufstellung eines eigenen Typus rechtfertigen, mag dahingestellt bleiben.

Man darf sich die Grenze zwischen der in Zellen zerlegten, abgefurchten Keimscheibe und der ungefurchten Dotterkugel, welcher die erstere aufruht, nicht allzu scharf und unvermittelt vorstellen. In den meisten Fällen beobachtet man als vermittelndes Glied

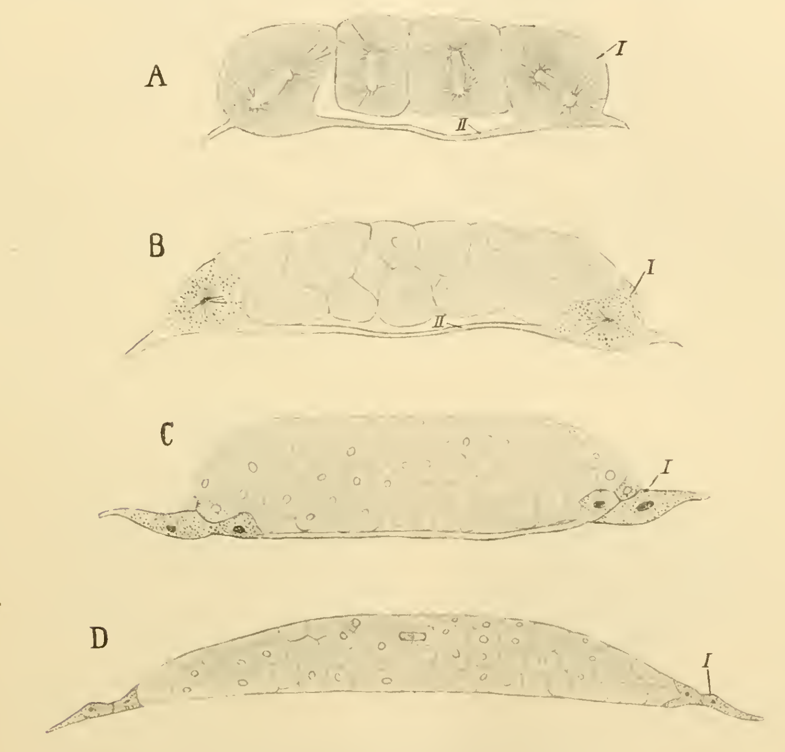


Fig. 122. Entwicklung der mehrschichtigen Discoblastula der Teleostier, *A—C* von Ctenolabrus nach AGASSIZ und WHITMAN, *D* von Belone acus nach KOPSCH. (Aus O. HERTWIG's Handbuch.) *I* Randzellen, welche den peripheren Periblast bilden, *II* centrales Protoplasma des Dottersackentoblasts.

zwischen den beiden genannten Theilen des Keimes eine unter der Keimscheibe sich ausbreitende, plasmareichere und feinkörnige Dotterschicht, in welcher Zellkerne (Dotterkerne resp. Periblastkerne) zu beobachten sind. Diese Schicht wird bei den Vertebraten als Periblast oder Dottersackentoblast bezeichnet (auch Dottersyncytium). Wir haben ihre Entstehung und Bedeutung bei den Teleostiern oben p. 148 ff. behandelt und kommen bei der Besprechung der Gastru-

lation der Selachier auf diese Verhältnisse zurück (vgl. unten Fig. 162 *fd*, 163 *p*). Man kann diese Schicht als eine Lage verschmolzen bleibender Elemente der vegetativen Sphäre betrachten (vgl. das Schema Fig. 159 *D—F*). Es fehlt auch nicht an gewissen Versuchen, in dieser Schicht am Keimscheibenrande noch neue Zellgrenzen auszubilden. Solche mangelhaft abgegrenzte Elemente (gewissermassen Zwischenstufen zwischen den Furchungszellen der Keimscheibe und den verschmolzenen Elementen des Dottersyncytiums) hat man bei den Cephalopoden als Blastoconen bezeichnet (Fig. 121 *blc*). Bei den Teleostiern sind sie in den sogenannten Randzellen der Keimscheibe gegeben (Fig. 122 *I*); auch kann hier die Bildung der sogenannten Plasmochoren und Diasteme (His) gewissermassen als ein letzter Versuch zur Abfurchung dieser Lage betrachtet werden (p. 152).

II. Die verschiedenen Typen der Gastrulation.

1. Die Invaginationsgastrula oder embolische Gastrula.

Die Entodermbildung durch Invagination findet sich bei jenen Formen, bei denen die Furchung mit einer adäqualen oder schwach inäqualen Coeloblastula abschliesst. Am einfachsten wird sich der Invaginationsvorgang dann vollziehen können, wenn ein umfangreiches Blastocöl Raum für die sich entwickelnde Einstülpung darbietet (Fig. 123). Doch ist das Vorhandensein eines solchen keineswegs

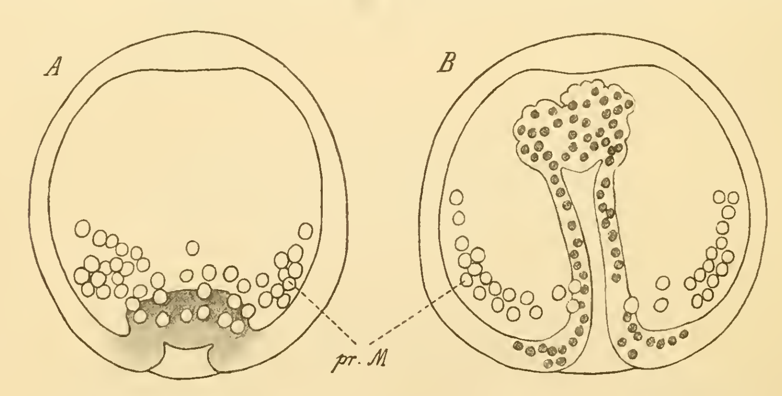


Fig. 123. Zwei Stadien in der Entwicklung der Gastrula von Echinus microtuberculatus. (Nach Herm. Schmidt.)
A jüngeres, *B* älteres Stadium, *pr. M.* primäres Mesenchym.

absolute Vorbedingung für die Einstülpung. Es kann vielmehr Invagination auch bei Formen mit verhältnissmässig engem Blastocöl beobachtet werden (so z. B. bei Terebratulina Fig. 125). Die Wand der Coeloblastula kann als ein kugelförmiges Gewölbe betrachtet werden, dessen einzelne Zellen keilförmig nach Innen verschmälert sind. In vielen Fällen erkennt man schon an der Coeloblastula eine Grössendifferenz dieser Elemente, indem die Zellen der vegetativen Partie etwas grösser erscheinen, als die der übrigen Regionen. Hier erkennt man gleichzeitig eine leichte Abflachung. Wenn sich die Gastrulation vorbereitet, wird diese Abflachung deutlicher, es ent-

wickelt sich sodann an dieser Stelle eine seichte Einbuchtung (Fig. 125 *A*), welche, immer mehr und mehr sich vertiefend, zur Urdarmeinstülpung wird.

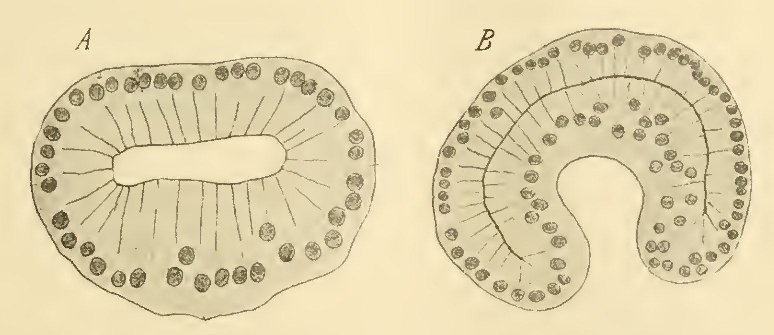


Fig. 124. Durchschnitte durch Embryonen von Phoronis Kowalevskyi. (Nach M. DE SELYS-LONGCHAMPS.)
A Blastula, abgeplattet vor der Einstülpung, *B* Gastrula.

Ueber den Mechanismus dieses Vorganges haben verschiedene Autoren sich geäussert. Unter ihnen seien GOETTE, ROUX und vor Allem RHUMBLER 1902 genannt. Nach letzerem, welcher dem vorliegenden Gegenstande eine eingehende und ansprechende Erörterung gewidmet hat, handelt es sich um ein actives Einwanderungsbestreben der Zellen der vegetativen Hälfte, welches vielleicht in letzter Linie auf chemotactische Reizwirkungen zurückzuführen ist und sich darin äussert, dass jede einzelne Zelle ihre Gestalt derart verändert, dass

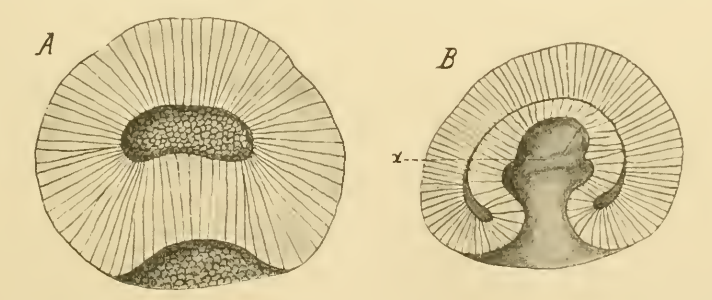


Fig. 125. Gastrulation von Terebratulina septentrionalis. (Nach CONKLIN.)
A jüngeres Stadium mit beginnender Einstülpung.
B vorgeschrittene Einstülpung mit fast völliger Verdrängung des Blastocöls, bei *x* eine Einschnürung des Urdarms, durch welche er in eine obere Hälfte (Anlage des späteren Mesenterons) und eine untere Hälfte (späteres Cölom) getheilt wird.

ihre innere an das Blastocöl grenzende Fläche sich vergrössert, während die nach aussen gerichtete Fläche verkleinert wird. Es geht sonach der oben für die Zellen der Coeloblastula angedeutete keilförmige Bau gerade in sein Gegentheil über. Wenn die nach Aussen convexe Gestalt der Wand der Coeloblastula in der nach Innen keilförmig zugespitzten Gestalt der Blastodermzellen ihre Erklärung findet, so wird eine Veränderung in der Gestalt der Entodermzellen, durch welche sie sich in Keile mit auswärts gerichteter

Spitze und an das Blastocöl grenzender Basalfläche umwandeln, zu einer Einstülpung der Entodermplatte führen müssen.

Als unterstützende Momente können bei diesem Process in Frage kommen: 1) Wachsthumsdifferenzen zwischen dem ectodermalen und dem entodermalen Antheil des Blastoderms, wodurch ein seitlicher Druck auf die Entodermplatte erzielt werden kann, 2) der Widerstand einer der Oberfläche der Coeloblastula dicht angelagerten Eimembran, welcher bewirkt, dass Oberflächenvergrösserung sich nur nach Innen geltend machen kann. Ein im Allgemeinen nur selten wirksamer Factor, da meist die Eimembranen durch perivitelline Flüssigkeit von dem Keim abgedrängt erscheinen, und 3) eine auf irgend welche Weise bewirkte Verminderung des flüssigen Blastocölinhaltes, wodurch eine ansaugende Wirkung auf die Entodermplatte ausgeübt wird.

Wenn wir sonach die Einstülpung mit Rhumbler auf eine Art amöboider Einwanderung der Entodermzellen zurückführen, so muss es sich in letzter Linie um eine Veränderung der Oberflächenspannung an der Grenze zwischen Blastoderm und Blastocölinhalt handeln, und zwar im Bereiche jener Zellen, welche eben zur Einstülpung gelangen.

Je mehr sich die Einstülpung vergrössert, muss naturgemäss das Blastocöl mehr und mehr verdrängt werden. Immerhin ist der Umfang dieser Verdrängung bei den verschiedenen Formen ein sehr verschiedener. Als zwei extreme Fälle können genannt werden: einerseits Amphioxus, bei welchem das Blastocöl fast vollständig verdrängt wird, so dass sich zwischen Ectoderm und Entoderm nur noch ein ganz schmaler Spalt erhält und andererseits die Echinodermen (Fig. 123 *B*), bei denen der verhältnissmässig kleine Urdarm nur einen geringen Theil des Innenraums einnimmt. Hier erhält sich sonach vom Blastocöl, welches bald mit Mesenchym erfüllt wird, ein recht ansehnlicher Rest.

Die Frage, was bei dieser allmählichen Verdrängung des Blastocöls aus dem flüssigen oder gallertigen Blastocölinhalt wird, ist noch nicht geklärt. Lücken zwischen den Blastodermzellen, durch welche Flüssigkeit austreten könnte, kommen verhältnissmässig selten zur Beobachtung. Man könnte an einfache Diffusionsvorgänge, an ein Hindurchpressen von Wasser durch das Blastoderm denken, wenn es sich erweisen liesse, dass der Blastocölinhalt mit dem umgebenden Medium isotonisch ist. Einige Autoren haben die Ansicht geäussert, dass der Blastocölinhalt von den Entodermzellen resorbirt werde (Hatschek, Samassa). Ein solcher Vorgang könnte dann wohl als ein die Gastrulation unterstützendes Moment in Frage kommen.

Zu Beginn der Gastrulation hat die Invaginationsgastrula meist monaxonen Bau. Wie bei der Coeloblastula meist nur eine einzige, vom animalen zum vegetativen Pole ziehende Axe (die primäre Eiaxe) zu erkennen ist, so ist auch an dem Gastrulastadium zunächst nur diese Axe, welche nun den Scheitel (den Richtungskörperchenpol) mit dem Mittelpunkt der Blastoporusöffnung verbindet, zu erkennen. Ein derartiger radiärsymmetrischer (monaxoner) Bau der Gastrula erhält sich bei den Cölenteraten. Bei den Bilaterien macht sich in den späteren Stadien mit der zunehmenden Verengerung des Blastoporus, welche häufig mit einer Verlagerung derselben verbunden ist, immer mehr ein bilateralsymmetrischer Bau bemerkbar, welcher nicht bloss

durch die gekennzeichneten Veränderungen am Urmund, sondern häufig auch durch seitliche Compression des Urdarms, durch seine Krümmung in bestimmter Richtung oder durch Veränderungen am Ectoderm kenntlich wird.

Auf die späteren Schicksale des Blastoporus gehen wir hier nicht ein, da wir dieselben in einem besonderen Abschnitt zu behandeln gedenken.

Von den Fällen, in denen das Gastrulastadium durch einfache Invagination zu Stande kommt, lassen sich jene kaum scharf trennen, in denen der Invagination ein Placulastadium vorhergeht (Fig. 124). Hier wird das Gastrulastadium dadurch erreicht, „dass die (zweischichtige) Platte sich zunächst halbkugelig einkrümmt und dann durch irisblendenartige Zusammenschiebung der Halbkugelränder die Halbkugel zu einer annähernden Vollkugel abrundet“ (Rhumbler). Es ist aber zu beachten, dass der Einkrümmung der zweischichtigen Platte in den meisten Fällen, so bei den Lumbriciden und Ascidien eine Vergrösserung ihres ectodermalen Antheils vorhergeht, so dass hier — wie bereits erwähnt — die Gastrulation mit einer Art Epibolie beginnt, worauf erst ein der Invagination vergleichbarer Vorgang erfolgt. Dementsprechend hat Bütschli in diesem Anwachsen des ectodermalen Antheils das ursächliche Moment für die Einkrümmung der zweischichtigen Platte vermuthet. Dagegen macht Rhumbler geltend, dass wohl auch hier, wie in allen Fällen von Invagination, eine active Mitbetheiligung der Entodermzellen im Sinne der oben gegebenen Ausführungen (Veränderungen der Oberflächenspannung an ihrer inneren Fläche, vermittelt durch Substanzaustausch gegen das Blastocöl, resp. gegen die ihnen anliegenden Ectodermzellen) in Frage kommen dürfte. Es würde dann der Einkrümmungsvorgang der Placula im Wesentlichen auf dieselben Principien zurückzuführen sein, wie die übrigen Fälle der Gastrulation unter Ausbildung einer Einstülpung.

Die Invaginationsgastrula findet sich bei einigen Actinien und Scyphopolypen, bei den Echinodermen, bei Balanoglossus, bei Phoronis, bei Sagitta, bei Pedicellina, bei den Brachiopoden und Amphioxus. Sie ist auch bei den Formen mit Spiraltypus der Furchung weit verbreitet in jenen Fällen, in denen dieser Furchungstypus mit nicht allzu grossen Grössenverschiedenheiten der Blastomeren verbunden ist. So finden wir Invagination bei den Nemertinen, bei manchen Anneliden wie Polygordius, Podarke und Eupomatus, bei zahlreichen Mollusken, so bei Chiton, Dondersia, Dentalium, bei den Lamellibranchiern: Cyclas, Pisidium, Unio und Ostrea, bei Planorbis und den Pulmonaten überhaupt, bei Paludina. Auch in der Entwicklung der Poriferen finden sich Stadien, welche den Bau einer Invaginationsgastrula aufweisen [1]).

Invagination nach vorhergehender Ausbildung eines Placulastadiums findet sich bei einigen Nematoden, bei den Ascidien, bei Phoronis und einigen Lumbriciden. Manche der unter der

1) Wie man sieht, ist die Invaginationsgastrula ziemlich verbreitet. Nach Garbowski dagegen (1903, p. 64) ist sie „eine der seltensten Erscheinungen“. Zu einem solchen Resultate kann man nur gelangen, wenn man die klarsten Fälle in solcher Weise behandelt, wie dies aus dem oben p. 190 für Sagitta reproducirten Citate hervorgeht.

ersten Rubrik namhaft gemachten Formen bilden gewissermassen einen Uebergang zwischen dem reinen Invaginations- und dem Placulationstypus.

Entodermbildung durch Invagination wird in vereinzelten Fällen auch bei den Arthropoden beobachtet. Ein bekanntes Beispiel hierfür stellt der Flusskrebs dar. Man hat auch die Bildung einer Primitivrinne am Insectenembryo in jenen Fällen, in denen — wie bei den Coleopteren — die Bildung des unteren Blattes zunächst unter röhrenförmiger Einkrümmung der Mittelplatte erfolgt, auf den Invaginationstypus bezogen. Es soll unten noch näher ausgeführt werden, dass auch die Entodermbildung der Vertebraten sich im Allgemeinen dem Invaginationstypus anschliesst. (Man vergleiche diesbezüglich das unten im Abschnitt: Discogastrula über die Gastrulation der Amphibien und Selachier Gesagte).

Ueberblickt man die Reihe der oben namhaft gemachten Formen, so findet man viele darunter, welche nach ihrer ganzen sonstigen Stellung als ursprüngliche Formen zu betrachten sind. Auffallend ist es allerdings, und von vielen Forschern hervorgehoben, dass die Invaginationsgastrula im Kreise der Cölenteraten verhältnissmässig wenige Vertreter hat. Da wir im folgenden auf die Keimblätterbildung der Cölenteraten näher eingehen müssen, so sei es gestattet, hier auf die Invaginationsvorgänge bei Actinien und Scyphomedusen etwas specieller zurückzukommen.

In der Gruppe der Cnidaria kommt eine Invaginationsgastrula bei einigen Actinien und bei zahlreichen Acraspeden vor. Was die Actinien anbelangt, so wurde eine Invagination des Entoderms von Kowalevsky (S. 1874) für eine essbare Actinie vom Faro (Messina), welche der Actinia mesembryanthemum nahe steht, beobachtet. Ferner findet sie sich nach Kowalevsky (S. 1874) und Goette (1897) bei Cerianthus. Die Angabe Jourdan's (S. 1879 bis 1888), dass die Keimblätterbildung bei Actinia equina sich unter Einstülpung vollziehe, ist nach Appellöf (F. 1900) wahrscheinlich irrthümlich (vgl. unten p. 234). Wir schildern die Verhältnisse für Urticina (Thealia) crassicornis nach den Untersuchungen von Appellöf (F. 1900). Während bei den meisten Actinien die ersten Stadien bis zur Planula im Inneren des mütterlichen Körpers durchlaufen werden, werden die Eier von Urticina (wie auch die von Sagartia parasitica, Metridium marginatum und Cerianthus membranaceus) unbefruchtet und mit einer stacheligen Hülle versehen ausgeworfen. Die Eier lassen eine ectoplasmatische, eine dotterreiche endoplasmatische Schicht und eine centrale Ansammlung einer hyalinen Substanz erkennen. Die ersten Entwicklungsvorgänge beschränken sich (wie auch bei Clavularia, Gorgonia, Renilla) auf eine fortschreitende Kerntheilung ohne Zelltheilung, wobei im Inneren des Dotters kernhaltige Plasmaansammlungen auftreten. Erst im Stadium 16 (Fig. 126 *A*) erfolgt eine Sonderung der Blastomeren, zwischen denen im Inneren eine Höhle bemerkbar wird, welche die oben erwähnte homogene Dottermasse in sich aufnimmt (Pseudoblastocöl nach Appellöf). Während die weitere Blastomerentheilung zur Entwicklung einer wohlausgebildeten Coeloblastula führt, entledigen sich die Zellen ihres Gehaltes an gröberen Nahrungsdotterpartikelchen, welche ins Blastocöl gerathen (Fig. 126 *B*), indem die dotterreichen inneren Zellenden der

Blastodermzellen abgestossen werden. Es scheint, dass dieser Process der Sonderung von Blastoderm und innerer Dottermasse von einigen Autoren fälschlich für einen Delaminationsprocess gehalten wurde (vgl. unten p. 235). Ein solcher Irrthum erscheint um so erklärlicher, als nach Appellöf nicht nur dotterreiche Zelltrümmer ins Blastocöl gerathen, sondern gleichzeitig auch einzelne Blastodermzellen in toto nach Innen wandern, wo sie später degeneriren und verflüssigt werden.

Nun entwickelt sich das Gastrulastadium, indem die vegetative Hälfte des Blastoderms sich zunächst abflacht (Fig. 126 *C*) und dann säckchenförmig einstülpt (Fig. 126 *D*). Häufig vollzieht sich bei Urticina die Einstülpung in der Weise, dass in der Mitte des sich ein-

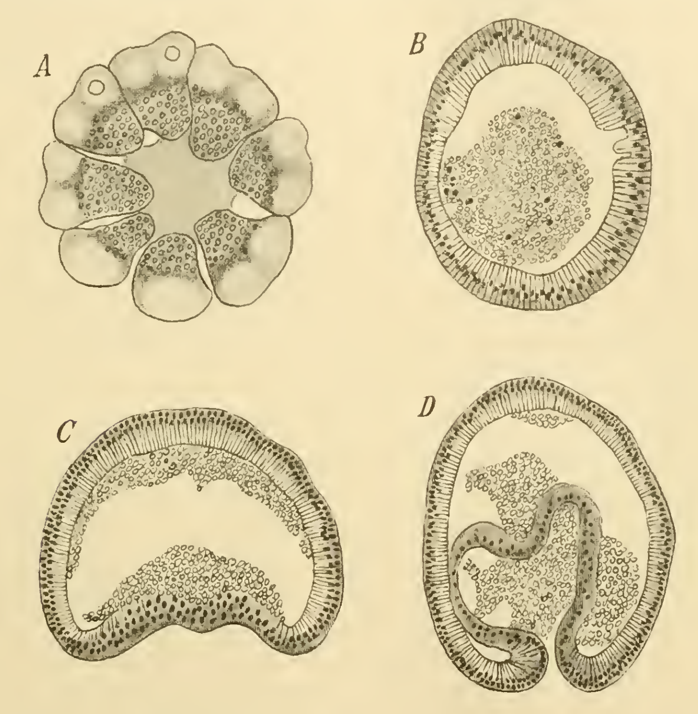


Fig. 126. Gastrulation von Urticina (Thealia) crassicornis an Durchschnitten. (Nach Appellöf.)
A Furchungsstadium, *B* Blastula, *C* beginnende Invagination, *D* späteres Gastrulastadium.

senkenden Entodermfeldes eine Zeit lang eine zapfenförmige Hervorragung bemerkbar bleibt (Fig. 126 *C* und *D*). Von grösserem allgemeineren Interesse ist die Thatsache, dass während der Ausbildung des Urdarms die Nahrungsdotteransammlung aus dem Blastocöl durch die Urdarmwand hindurch ins Gastrocöl geschafft wird (Fig. 126 *D*). Diese Vorgänge erinnern einigermassen an jene, welche wir für Astacus (Specieller Theil, 1. Aufl., p. 344) als Filtration des Nahrungsdotters bezeichnet haben. Doch soll bei Urticina dieser Transport nicht in der Weise vor sich gehen, dass die Nahrungsdotterpartikelchen von den Entodermzellen aufgenommen und von ihnen ans Gastrocöl abgegeben werden. Vielmehr neigt sich Appellöf der Ansicht zu,

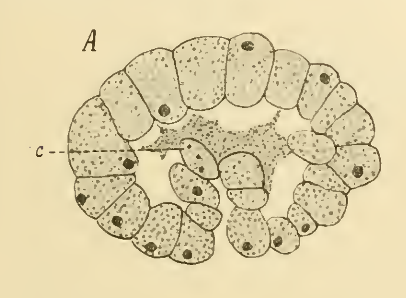
dass die Deutoplasmatheilchen zwischen den Entodermzellen hindurchtreten. Die Grenze zwischen Dottermasse und Entodermzellen ist während dieses Vorganges oft sehr undeutlich. Gleichzeitig mit diesem Dottertransport lösen sich einzelne Zellen aus dem epithelialen Verbande und gerathen in die Gastrulahöhle, wo sie sich zwischen den Dotterelementen vertheilen und später zerfallen.

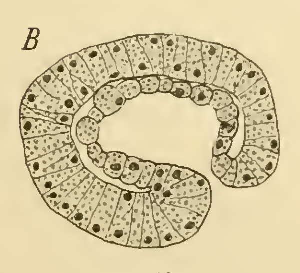
Während sich später der Blastoporus verengt, ohne sich aber (wie dies auch für Cerianthus angegeben wird) vollständig zu schliessen, entwickelt sich durch secundäre Ectodermeinsenkung das für die Anthozoen characteristische Schlundrohr.

Wir haben die Verhältnisse für Urticina eingehender geschildert, weil die Angaben Appellöf's über die Art der Dottersonderung bei dieser Form möglicher Weise den Schlüssel für die Beurtheilung gewisser Eigenthümlichkeiten in der Gastrulation der Acraspeden darbieten. Für diese Gruppe wurden von den verschiedenen Autoren die mannigfaltigsten Arten der Entodermbildung (Invagination, polare Einwucherung, multipolare Einwanderung, cöloblastische Delamination) angegeben. Wie sehr die Ansichten auseinandergehen, mag zunächst an einem kurzen Ueberblick der für Aurelia gemachten Angaben erörtert werden. Für Aurelia aurita hatten Kowalevsky (S. 1874) und Haeckel (S. 1881) eine einfache Invagination angenommen. Auch die Angaben und Zeichnungen von Claus werden am Besten so gedeutet, wenngleich nach Claus (S. 1883) die Einstülpung ursprünglich nur einen kleinen einwuchernden Zapfen mit sehr engem Lumen und Blastoporus darstellt. Nach Goette (S. 1887) sollte bei Aurelia aurita durch multipolare Einwanderung (mit oder ohne vorhergehende Theilung) von Seiten der vegetativen, kleinzelligen Hälfte des Keimes das Blastocöl mit Entodermzellen erfüllt werden und auf diese Weise eine Sterrogastrula entstehen, in welcher erst später durch Dehiscenz ein Urdarmlumen und Prostoma zur Entwicklung kommt. Das Vorhandensein solcher einwandernder Zellen hatte auch schon Claus bemerkt, aber nicht beachtet. Nach Hein (1900), welcher daran festhält, dass die Entodermbildung bei Aurelia aurita durch Invagination zu Stande komme, sollen diese einwandernden Zellen im Blastocöl einer nachträglichen Degeneration unterliegen und als Nährmaterial verbraucht werden. Aehnlich soll es einzelnen Zellen ergehen, welche später an der Gastrula aus dem Entoderm in das Gastrocöl einwandern.

Wenn wir in diesen vielumstrittenen, einwandernden Zellen nur eine Art von Dottermaterial erblicken, so zeigen besonders die Angaben von Smith (1891) für Aurelia flavidula eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie Appellöf für Urticina festgestellt hat. Nach Smith entsteht das eigentliche Entoderm bei Aurelia flavidula durch Invagination (Fig. 127). Aber man kann schon an der Blastula eine Einwanderung einzelner (nicht sehr zahlreichen) Zellen ins Blastocöl bemerken und zwar Zellen von zweierlei Art: grössere und kleinere. Die kleineren Zellen beobachtete Smith nur in seltenen Fällen, und er legt auf diesen Befund kein besonderes Gewicht. Die grösseren Zellen sollen einem allmählichen Zerfall entgegengehen, und zwar entweder im Blastocöl oder aber im Gastrocöl, nachdem sie also durch die Wand des Urdarms bei dessen später erfolgender Erweiterung hindurch gepresst worden sind.

Die Angaben von SMITH wurden von IDA HYDE (F. 1894) für Aurelia flavidula zum Theil bestätigt, aber in anderem Sinne gedeutet. Zunächst sei erwähnt, dass HYDE für diese Species zweierlei Typen der Entodermbildung beschreibt, indem sich das Material, welches ihr von Eastport-Maine zugeschickt wurde, anders verhielt, als das in Annasquam conservirte. Das letztere schloss sich mehr an die Angaben von SMITH an. Der Urdarm bildete sich durch Invagination (Fig. 127); auch waren grössere und kleinere Zellen im Blastocöl zu bemerken, von denen die grösseren durch Einwanderung, die kleineren durch Abschnürung nach vorhergehender Theilung nach Innen gelangt waren. Wenn sich später die Gastrulaeinstülpung ausbildet, so nehmen wenigstens einige von diesen Zellen (Zelle *c* in Fig. 127 *A*), an denen manchmal ein Zerfall des Kerns in Chromatinpartikelchen wahrnehmbar war, an der Entodermbildung Theil, indem sie sich zwischen die Zellen der Urdarmwand einschieben. Andere solche Zellen gerathen in die Urdarmhöhle; aber auch sie sollen sich schliesslich zum Theil noch nachträglich in die Entodermschicht einfügen.





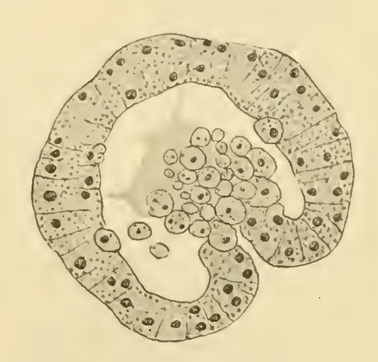


Fig. 127. Fig. 128.

Fig. 127. Gastrula von Aurelia flavidula (Annasquam). (Nach IDA HYDE.) *A* jüngeres, *B* älteres Stadium.

Fig. 128. Gastrulation von Aurelia flavidula (Eastport). (Nach IDA HYDE.)

Das Material von Aurelia flavidula, welches HYDE von Eastport-Maine erhielt, zeigte einen anderen Typus der Entodermbildung (Fig. 128). Hier war die Zahl der einwandernden Zellen eine grössere und die Entodermeinstülpung eine mehr rudimentäre. Der grösste Theil des Urdarms sollte von den einwandernden Zellen, welche sich dem Einstülpungsrudiment angliedern, geliefert werden. Es muss aber als fraglich erscheinen, ob dieses Material völlig einwandfrei war. Man wird hier an die Verhältnisse erinnert, wie sie den Entwicklungsmechanikern bei der Ausbildung der abnormen sogenannten Stereoblastulae der Echiniden unterkommen, indem unter ungünstigen Verhältnissen eine gewisse Neigung besteht, das Blastocöl mit Detritus zu füllen (vgl. unten die Bemerkung über KOWALEVSKY's Angaben für Eucope p. 223).

Das Endglied in der Reihe der Aurelia-Arten stellt Aurelia marginalis von Jamaika nach den Untersuchungen von Fräulein Hyde dar. Hier entwickelt sich nach einer häufig recht unregelmässigen, manchmal deutlich inäqualen Furchung eine Coeloblastula, deren Innenraum bald durch Hineintreten von grösseren Zellen fast völlig erfüllt wird (Fig. 129). Diese primären Entodermzellen entstehen multipolar durch paratangentiale Theilung der Blastodermzellen. Eine Invagination kommt hier nicht zu Stande. Die Entodermbildung erinnert an die der Geryoniden. Sie folgt jenem Typus, den wir weiter unten unter dem Namen der cöloblastischen Delamination (p. 229) geschildert haben. Die Entodermzellen, welche durch Abfurchung ins Blastocöl gelangt sind, ordnen sich schliesslich zu einem Säckchen an, während das Prostoma secundär durch Dehiscenz gebildet wird.



Fig. 129. Multipolare Entodermbildung bei Aurelia marginalis von Jamaika. (Nach Ida Hyde.)

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, ist es derzeit nicht möglich, von der Entodermbildung bei Aurelia ein einheitliches Bild zu entwerfen, ohne den Angaben nach der einen oder anderen Richtung Gewalt anzuthun. Die Frage, ob einem oder dem anderen der Untersucher ein für die Auffassung wichtiges Entwicklungsstadium entgangen ist, muss offen gelassen und späterer Nachuntersuchung zur Beantwortung anheimgestellt bleiben. Jedenfalls kommt bei Aurelia wirkliche Invagination vor. Andererseits ist es sicher, dass Blastodermzellen durch Einwanderung oder Abfurchung ins Innere gelangen. Fraglich ist bloss das weitere Schicksal dieser Zellen; ob sie einer Degeneration anheimfallen, oder sich an der Entodermbildung betheiligen.

Nicht weniger mannigfaltig als für Aurelia lauten die Angaben für die übrigen Scyphomedusen. Für Nausithoë wurde von Metschnikoff (S. 1886), für Pelagia von Kowalevsky (S. 1874), Metschnikoff (S. 1886) und Goette (1893) eine Invaginationsgastrula nachgewiesen. Bei Chrysaora fand Claus (S. 1877 und 1883) als erstes Stadium der Keimblätterbildung die Entwicklung eines kleinen soliden Zellenzapfens, der sich aber bald aushöhlt und ein Prostoma zur Ausbildung bringt. Bei Cotylorhiza tuberculata kommt nach Kowalevsky (S. 1874), Claus (1890) und Hein (1902) Invagination vor. Für Cyanea arctica hat Mc Murrich (F. 1891) multipolare Einwanderung angegeben, aber Hyde (F. 1894) fand bei dieser Form die Ausbildung einer deutlichen Einstülpung, allerdings complicirt durch gewisse Zelltheilungsvorgänge, welche während der Invagination an den Entodermzellen zu beobachten sind. Dagegen hat Hamann (1890) für Cyanea capillata Entodermbildung durch polare Einwucherung beobachtet. Ueber die Entodermbildung von Lucernaria, die wir unserem Morula-Delaminationstypus zurechnen, obgleich eigentlich über die Sonderung des inneren Keimblattes für diese Form nichts Genaueres bekannt geworden ist, siehe unten p. 239.

Vielleicht ist die Invaginationsgastrula sowohl bei Actinien als auch bei Scyphomedusen in ihrem Vorkommen verbreiteter, als man nach den derzeitigen Angaben in der Litteratur anzunehmen berechtigt ist.

2. Die epibolische oder Umwachsungsgastrula.

Wenn bei telolecithalem Eibau in der vegetativen Hälfte des Eies sich grössere Nahrungsdottermengen ansammeln, so wird der sich hieraus ergebende inäquale Furchungstypus derart beeinflusst, dass die Grössendifferenz zwischen den Zellen der animalen und der vegetativen Partie des Keimes eine sehr beträchtliche ist. Wir sprechen dann von Micromeren und Macromeren (Fig. 131 *mi* und *ma*).

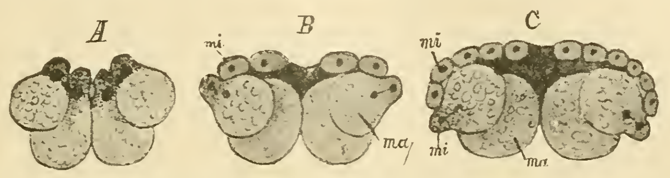


Fig. 130. Furchung und beginnende Epibolie bei Ctenophoren. (Schematisch.) *mi* Micromeren, *ma* Macromeren. (Aus LANG's Lehrbuch.)

Die Zellen der vegetativen Hälfte, oder die Macromeren, sind durch besondere Grösse ausgezeichnet und nur in geringer Zahl vorhanden. Die Furchungshöhle ist klein und gegen den animalen Pol verschoben (Fig. 130 *C*). In anderen Fällen fehlt sie vollständig (Fig. 131). Es handelt sich sonach bei diesem Furchungsmodus um die Production von Endstadien, welche wir oben als inäquale Coeloblastula und Sterroblastula bezeichnet haben (p. 201 u. 202).

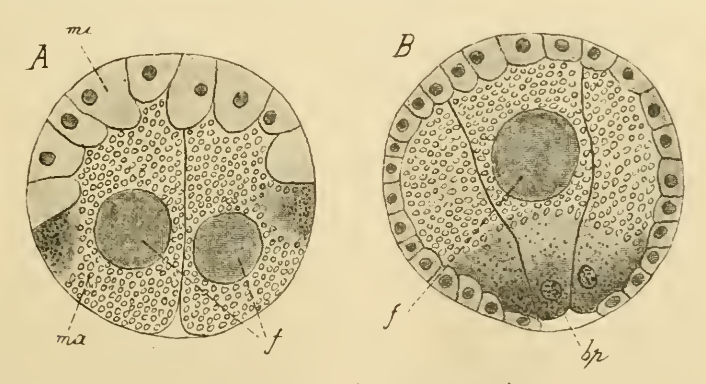


Fig. 131. Epibolie von Bonellia. (Nach SPENGEL.)
A jüngeres, *B* älteres Stadium.
bp Blastoporus, *f* Oelkugeln, *ma* Macromeren, *mi* Micromeren.

Es ist klar, dass unter diesen Verhältnissen von einer Einstülpung der entodermalen Keimeshälfte nicht die Rede sein kann, da ja die Furchungshöhle zu klein ist, um die einwandernden Entodermzellen in sich aufzunehmen. In diesem Falle wird das Stadium des zweischichtigen Keimes dadurch erreicht, dass die Micromerenkappe die

15*

solide Masse der Macromeren allmählich umwächst (Fig. 130 u. 131). Es handelt sich hierbei um eine Ausbreitung der ectodermalen Zellschicht, welche zum Theil unter Dehnung der Micromeren, meist aber auch unter Zellvermehrung der Micromeren einhergeht. Es wird sonach der freie Rand der Micromerenhaube gegen den vegetativen Pol vorgeschoben, wobei er sich, wenn er den Aequator der Eikugel überschritten hat, allmählich immer mehr und mehr verengt. Diesen freien Rand bezeichnen wir hier als Blastoporus. Auf diese Weise wird eine solide, aus wenigen grossen und dotterreichen Zellen bestehende Entodermmasse von der ectodermalen Schicht fast vollständig bedeckt. Ein Urdarmlumen ist zunächst gar nicht vorhanden. Der Blastoporus umschliesst den von der Ueberwachsung noch nicht überdeckten Theil der Macromeren, welche sonach innerhalb dieses Feldes frei nach Aussen vorragen (sogenannter Dotterpfropf). Er erscheint sonach hier durch den Dotterpfropf verschlossen (*bp* in Fig. 131).

Meist schliesst sich der Blastoporus in diesen Fällen vollständig. Das Lumen des Mesenterons wird durch Spaltbildung und Dotterauflösung im Inneren der soliden Entodermzellmasse angelegt. Es erhält später, wenn ein ectodermales Stomo- und Proctodaeum angelegt werden, seine Verbindung mit den Höhlungen dieser Bildungen, wodurch dann die ganze Darmanlage durchgängig wird.

Invagination und Epibolie stellen keine scharf gesonderten Typen der Entodermbildung dar. Sie sind vielmehr durch zahlreiche Uebergänge mit einander verbunden. Wenn bei einer Invaginationsgastrula die Entodermzellen grösser sind, so wird dementsprechend das Lumen der Einstülpung verkleinert erscheinen und wir werden so allmählich zu den Verhältnissen der epibolischen Gastrula hinüber geleitet.

Was die Mechanik dieses Vorganges anbelangt, so hat man vielfach das Ausdehnungsbestreben der Micromerenkappe in den Vordergrund der Betrachtung gerückt und in der Activität der ectodermalen Partie des Keimes die Ursache für die vor sich gehende Substanzumlagerung gesucht. Ja es fehlt nicht an Forschern, welche derartige zweifelhafte Uebergangsfälle, wie wir sie eben erwähnt haben, nach diesen Gesichtspunkten beurtheilen wollten. Wenn bei der Verlagerung noch eine active Antheilnahme der Entodermzellen zu bemerken war, so sollte es sich um Invagination handeln, wenn aber ausschliesslich das Ectoderm activ betheiligt sei, so sollten diese Fälle der Epibolie zuzurechnen sein. Eine derartige Scheidung lässt sich aber nicht aufrecht halten. Zunächst ist es meist recht schwer zu constatiren, in welchem Theile des Keimes bei einem derartigen Umwandlungsprocess eigentlich die active Bethätigung zu suchen ist. Auf den ersten Anblick will es ja bei Betrachtung epibolischer Gastrulationsprocesse meist so scheinen, wie wenn die Ectodermkappe der ausschliessliche Sitz der Activität wäre, während die Entomeren rein passiv ins Innere gedrängt werden. Dieser Schein kann aber auch täuschen. Wir haben keine Ursache bei den Vorgängen von Epibolie eine active Bethätigung der Entomeren, ein ihnen auch hier, wie bei den übrigen Gastrulationsprocessen, inne wohnendes Einwanderungsbestreben in Abrede zu stellen. Recht beachtenswerth sind in dieser Hinsicht die Ausführungen Rhumbler's, durch dessen Betrachtungen die Mechanik der epibolischen Gastrulationsprocesse in dieselbe Kategorie gerückt erscheint, wie die des Invaginationsprocesses.

Epibolie ist ihrem Vorkommen nach ungemein verbreitet. Sie findet sich in allen jenen Fällen, in denen durch schärfere Betonung des telolecithalen Eibaues der Grössenunterschied zwischen Ectomeren und Entomeren ein bedeutender geworden ist, also überall, wo deutliche inäquale Furchung erfolgt. Wir finden sie bei den Ctenophoren, bei den Rotiferen, ferner sehr häufig bei den verschiedenen dem Spiraltypus folgenden Formen, also bei Turbellarien, Anneliden und Mollusken und noch in anderen, hier nicht einzeln zu nennenden Fällen. Erwähnt sei nur noch, dass echte Epibolie auch bei manchen Crustaceen vorkommt, so bei den Cirrhipedien und bei den dotterreicheren Eiern mancher parasitischer Copepoden.

Von manchen Forschern wird der Ausdruck „Epibolie“ in einem Sinne gebraucht, der sich den hier genannten Fällen nicht direct unterordnet. Man hat bei der Gastrulation von Amphioxus von Epibolie gesprochen und das Zurückbleiben von Dotterzellen im Inneren des Keimes bei der Furchung von Scolopendra und den Insecten als eine Art Epibolie bezeichnet. Hierdurch gewinnt der Ausdruck etwas Unbestimmtes, Verschwommenes. Es möchte sich empfehlen, diese Bezeichnung nur für die typischen Fälle von Umwachsung, wie sie sich etwa bei den Ctenophoren oder Polycladen vorfinden, und für jene Fälle, die sich diesen direct anschliessen, zu reserviren.

3. Die wenigzellige, polare Einwucherung.

Es giebt eine Anzahl von Fällen, welche zwischen der Invagination und der Epibolie in der Mitte stehen und sich doch keinem der beiden genannten Typen recht zuordnen lassen. Für diese Fälle möchten wir unter der oben stehenden Bezeichnung einen eigenen Typus creiren. Es handelt sich immer um ganz wenige, meist dotterreiche Entodermzellen, welche weder durch Invagination, noch durch Epibolie, sondern mehr durch active Einwanderung in das Innere des Keimes gelangen.

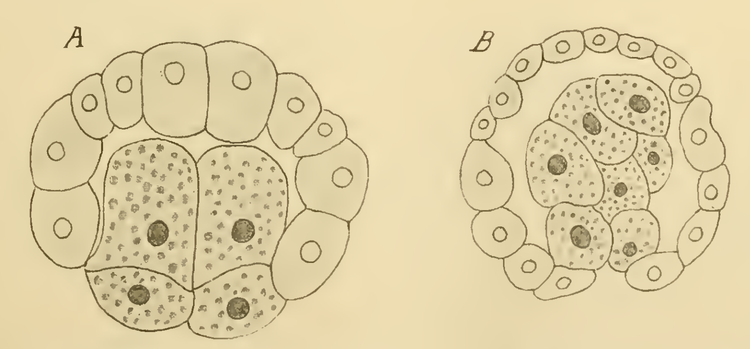


Fig. 132. Gastrulation von Flustrella hispida (schematisch nach R. M. Pace). *A* jüngeres Stadium mit weitem Blastoporus. *B* älteres Stadium mit verengtem Blastoporus.

Ein gutes Beispiel für diesen Typus liefert die Gastrulation von Flustrella hispida nach den Untersuchungen (F. 1906) von R. M. Pace (née Clark). Bei dieser Form, deren erste Furchungsvorgänge

in merkwürdiger Weise an die der Ctenophoren erinnern, wird durch totale inäquale Furchung ein Blastulastadium gebildet, an welchem eine Micromerenkappe und vier grösste, den vegetativen Pol umstellende Macromeren vorhanden sind. Diese vier Macromeren theilen sich nun mit paratangential gestellter Theilungsfläche, so dass die gemeinsame Anlage von Mesoderm und Entoderm aus acht Zellen besteht, vier grösseren, die ganz im Inneren liegen und vier kleineren, welche an der Oberfläche gelegen, vom Blastoporus umschlossen werden (Fig. 132 *A*). Später gelangt die mesoentodermale Masse ganz ins Innere, während der Blastoporus sich schliesst (Fig. 132 *B*), man kann hier aber weder von Invagination, noch von Epibolie sprechen. Ueber die Mechanik, durch welche diese Zellen ins Innere gelangen, kann man sich nur schwer eine Vorstellung machen. Der indifferente Ausdruck „polare Einwucherung" möchte vielleicht derzeit der adäquateste sein.

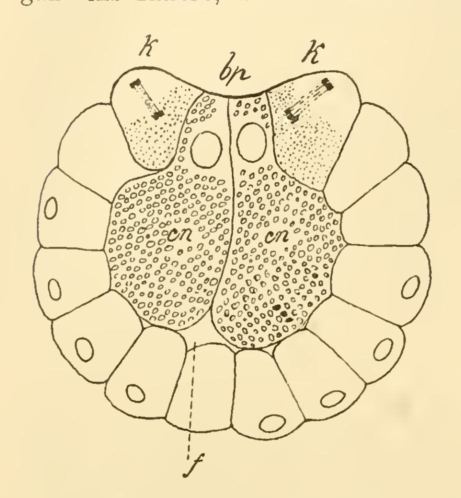


Fig. 133. Gastrulastadium der Euphausiden im Durchschnitt. (Nach E. Taube.) Der Blastoporus nach oben gerichtet.
cn centrale Entodermzellen, *k* sogenannte Kranzzellen, *f* Rest des Blastocöls, *bp* Blastoporus.

Hierher sind auch manche Fälle von Entodermbildung bei holoblastischen Crustaceen-Eiern zu rechnen, so vor Allem die von Erwin Taube (1909) genauer geschilderte Gastrulation der Euphausiden (Fig. 133), ferner die Einwucherungsprocesse bei den Clado-

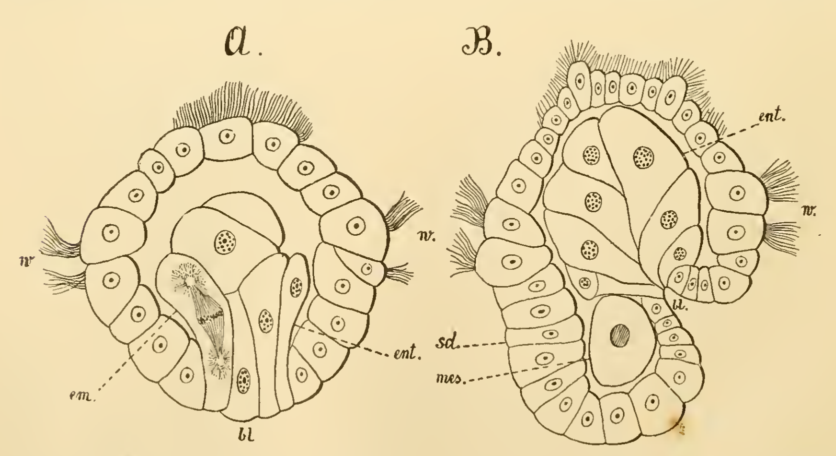


Fig. 134. Entodermbildung von Patella. (Nach Patten.) *A* jüngeres, *B* älteres Stadium.
bl Blastoporus, *em* Entomesodermzelle, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *sd* Schalendrüse, *w* Wimperkranz.

ceren, den freilebenden Copepoden u. a. Wir möchten auch die Gastrulation von Ascaris megalocephala und wohl auch anderer Nematoden hierher beziehen. Auch bei den Mollusken finden sich Vorgänge der Entodermbildung, welche am besten dem hier geschilderten Typus einzureihen sind (Fig. 134).

Es liegt in der Natur der Sache, dass der vorliegende Typus sowohl gegen die Invagination als auch gegen die Epibolie nur unscharf abgegrenzt ist. Man wird in vielen Fällen im Zweifel sein, welchem der genannten Typen man einen bestimmten Fall einzureihen hat.

4. Die vielzellige polare Einwucherung.

Hier schliesst sich zunächst die Form der polaren Einwucherung (Claus, Hatschek) oder hypotropen Einwanderung (Metschnikoff) an, welche bei Cölenteraten mit freischwimmenden Blastulis verbreitet ist und darin besteht, dass die bewimperte Blastula sich zunächst in die Länge streckt, wodurch sie eine elliptische (Fig. 135), ovoide, oder in einzelnen Fällen, wie bei Rathkea fasciculata, eine wurstförmige, bereits an die Planula erinnernde Gestalt gewinnt. Meist ist die Wand der Blastula an dem beim Schwimmen nach hinten gerichteten Pole verdickt, indem die

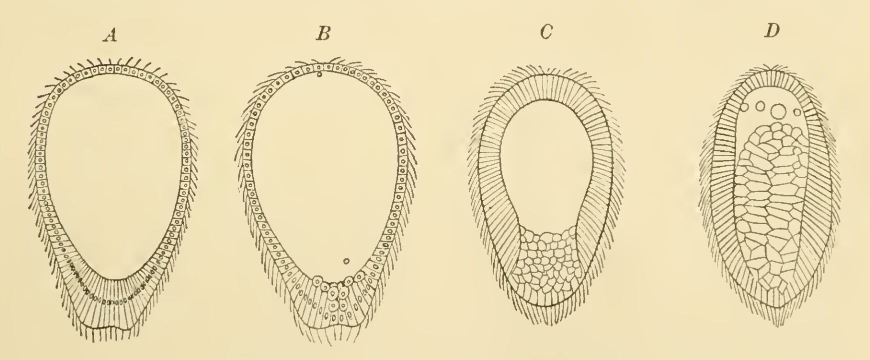


Fig. 135. Entodermbildung durch polare Einwucherung an der Planula von Aequorea. (Nach Claus, aus Hatschek's Lehrbuch.)

Zellen dort höher werden. Von hier beginnt sodann eine Einwanderung einzelner Zellen ins Blastocöl (Fig. 135), und zwar ist diese Einwanderung nicht auf die Region des vegetativen, nach hinten gerichteten Poles beschränkt, sondern sie greift auch etwas auf die benachbarten Partien über. Die ersten dieser durch amöboide Bewegungen ins Blastocöl gerathenden Zellen liegen in der Gallerte vereinzelt, und es erinnert der Vorgang durchaus an die Processe der Mesenchymbildung bei Echinodermen. In späteren Stadien, wenn die Einwanderung mehr en masse erfolgt, rückt vom hinteren Pole ein Zellpfropf ins Innere, welcher allmählich das Blastocöl vollkommen erfüllt. Es wird bei diesem Hineinrücken von Entodermzellen die Continuität des Blastoderms am hinteren Pole scheinbar niemals unterbrochen und es findet sich daselbst keine Lücke in der oberflächlichen epithelialen Schicht. Das Endstadium des ganzen Processes zeigt dann einen zweischichtigen Keim, an welchem wir eine äussere, oberflächliche Epithelschicht und eine, das ganze Innere

der Larve erfüllende solide Zellmasse unterscheiden. Es würde dies Stadium sonach mit GOETTE als eine Sterrogastrula zu bezeichnen sein. Nach METSCHNIKOFF würde sie der von ihm als Parenchymella bezeichneten Gruppe von Larvenformen zuzurechnen sein. Die Bildung der Darmhöhle und des Mundes erfolgt hier in späteren Stadien durch Dehiscenz. Zunächst rücken die Zellen der soliden Entoderm-Zellmasse im Inneren aus einander und es entsteht hier ein Spaltraum, der sich allmählich (vielleicht zum Theil auch unter Mitwirkung degenerativen Zerfalls einzelner Entodermzellen) erweitert und schliesslich entsprechend dem hinteren Pole nach Aussen durchbricht, womit die Mundöffnung gebildet erscheint. Während dieser Vorgänge ordnen sich die Zellen des Entoderms zu einer regelmässigen epithelialen Schicht an. Es wird nun auch die Stützlamelle, welche in ihren ersten Anfängen auf Ueberreste des Gallertkerns zu beziehen sein dürfte, wohl durch secretive Vorgänge von Seiten der angrenzenden Epithelschichten zur Entwicklung gebracht.

Wie sich aus der vorstehenden Schilderung ergiebt, steht die Form der Entodermbildung durch polare Einwucherung in nahen Beziehungen zur Invagination. Man könnte beide Formen als Modificationen ein und desselben Processes bezeichnen, wobei wir vorläufig die Frage unerledigt lassen wollen, welche der beiden Modificationen als die ursprüngliche und welche als die abgeleitete zu betrachten ist. Während bei der Invagination eine geschlossene Epithelschicht durch Einfaltung in das Innere verlagert wird, verlieren bei der polaren Einwucherung die Zellen der vegetativen Sphäre während des Verlagerungsprocesses den epithelialen Zusammenhang und gerathen so als solide und ungeordnete Zellmasse ins Innere. Obgleich die Schilderungen der Autoren uns nicht völlige Sicherheit bieten, so muss doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass schliesslich alle Zellen des dem hinteren Pole der Blastula angehörigen Entodermfeldes ins Innere gerathen. In diesem Falle würde das Ectoderm in dieser Region, in welcher später der Mund gebildet wird, durch Heranrücken der benachbarten Epithelzellen geschlossen werden. Wenngleich, wie wir erwähnten, eine deutliche Lücke an dieser Stelle niemals zu bemerken ist, so will uns doch die zweite Alternative, nach welcher einzelne Zellen des hinteren Feldes als Ectodermzellen zurückbleiben, wonach sich also in diesem Bereiche etwas einer Delamination Vergleichbares vollziehen würde, als die weniger wahrscheinliche vorkommen. Es spricht hierfür, wie wir noch genauer auszuführen haben, die Thatsache, dass differentielle Theilungen während des genannten Einwucherungsprocesses nicht vorkommen.

Es fehlt nicht an Formen der Entodermbildung, welche zwischen den beiden hier in Betracht kommenden (Invagination und polare Einwucherung) in der Mitte stehen und sich als Zwischenglieder darstellen. Zunächst ist zu erwähnen, dass bei manchen Formen mit Invaginationsgastrula das Urdarmlumen auf einen ganz engen Spalt reducirt ist, wie dies beispielsweise HATSCHEK für Eupomatus angegeben hat und CLAUS (S. 1883) für Aurelia aurita abbildet (eine Angabe, welche allerdings mit Rücksicht auf die Schilderungen anderer Autoren für Aurelia als zweifelhaft oder als auf individueller, resp. localer Variation beruhend betrachtet werden muss). Für

Nausithoë hat METSCHNIKOFF (S. 1886) eine Gastrula mit spaltförmig verengtem Urdarmlumen beschrieben. An diese Formen würde sich Chrysaora anschliessen, bei welcher nach CLAUS (S. 1883) ein Urdarmlumen bei Beginn der Einwucherung vollständig fehlt, indem hier ein solider Zellzapfen ins Innere vorwächst. Erst in späteren Stadien wird hier nach der Schilderung von CLAUS ein Urdarmlumen und ein Prostoma bemerkbar. Das Lumen des Urdarms ist anfangs enger und erweitert sich allmählich. Denken wir uns den ursprünglich vorhandenen soliden Zellzapfen in seinem cellulären Gefüge gelockert, so würden wir das Bild der polaren Einwucherung vor uns sehen.

Die Frage, ob es sich bei der polaren Einwucherung um ein einfaches Einwandern von Zellen handelt oder ob dieser Einwanderung eine Zelltheilung mit radial gestellter Spindel vorhergeht, wobei dann die distal gelegene Tochterzelle im Verbande des Ectoderms verbleibt, während die proximale die Wanderung nach Innen antritt, wird von METSCHNIKOFF im Sinne der ersteren Alternative entschieden. Zwar hatte CLAUS (S. 1883) für Aequorea forskalea angegeben, dass hier die Zellen „unter Theilung“ in die innere Höhle der Keimblase vorzuspringen beginnen. In ähnlicher Weise sollte nach HAMANN (S. 1883) bei Tiara leucostyla der Einwanderung eine Zelltheilung der Blastodermzellen vorausgehen. Aber METSCHNIKOFF (S. 1886) macht mit Recht darauf aufmerksam, dass bei den Angaben beider Forscher der exacte Nachweis entsprechender Mitosen nicht zu finden ist. Wenigstens zeigen die bezüglichen Abbildungen stets nur Zellen mit ruhenden Kernen. METSCHNIKOFF, welcher auf diesen Punkt besonders geachtet hat, kommt nach eingehender Untersuchung mehrerer Formen, darunter auch Tiara leucostyla, zu dem Resultate, dass es sich bei der polaren Einwucherung wohl stets nur um einfache Einwanderung ohne entsprechend orientirte vorhergehende Theilung handelt. Zu dem gleichen Resultate war auch MEREJKOWSKY an Obelia (S. 1883) gekommen.

Der Typus der polaren Einwucherung findet sich bei den metagenetischen Formen der Hydroiden, welche also freie Medusen besitzen, aus deren Eiern bewimperte und umherschwärmende Blastulae hervorgehen, und zwar sowohl bei Anthomedusen als auch bei Leptomedusen. So sind als hierhergehörig zu nennen von Anthomedusen: Tiara leucostyla (METSCHNIKOFF S. 1886), Tiara pileata (HAMANN S. 1883) und Rathkea fasciculata (METSCHNIKOFF S. 1886); von Leptomedusen: Aequorea Forskalii (CLAUS S. 1883, METSCHNIKOFF S. 1886), Clytia flavidula, Octorchis Gegenbauri, Mitrocoma Annae, Laodice cruciata, ferner Obelia und Tima, sämmtlich nach METSCHNIKOFF (S. 1886). Für Eucope polystila (Obelia polystila) glaubte KOWALEVSKY (Beob. üb. Entw. der Cölenteraten. Russisch in: Mitth. k. Ges. Liebhaber der Naturlehre, Anthropologie und Ethnographie, Bd. 10, 1874) eine Entodermbildung durch multipolare Einwanderung annehmen zu dürfen. Wenigstens beobachtete er das Auftreten von „lichtbrechenden Fetttröpfchen“ an der inneren Fläche des Blastoderms, welche ins Blastocöl gerathen und in denen er in einigen Fällen einen Kern nachweisen zu können glaubte. Aus ihnen gehe schliesslich die innere Zellmasse hervor. Wir erwähnen diese Beobachtungen nur, weil ihnen eine gewisse Beachtung zu Theil wurde (so von BALFOUR

im 2. Bd. seiner Vgl. Embryologie, p. 301, Fig. 220 der deutschen Ausgabe). METSCHNIKOFF vermuthet, dass KOWALEVSKY durch abnorme Embryonen, welche, in der Entwicklung stehen bleibend, häufig einen Detritus in der Furchungshöhle zur Ausbildung bringen, zu seinen irrthümlichen Angaben verleitet wurde. Die genannten abnormen Erscheinungen sind den Entwicklungsmechanikern bei der Ausbildung der sogenannten Stereoblastulae der Echiniden wohlbekannt. Mit der Entodermbildung haben sie nichts zu thun. Dieselbe verläuft vielmehr bei Obelia nach MEREJKOWSKY und METSCHNIKOFF, wie bei den übrigen metagenetischen Medusen nach der Form der hypotropen Einwanderung.

Von Scyphomedusen soll Cyanea capillata nach HAMANN (1890) diesem Typus der Entodermbildung folgen, während Cyanea arctica, für welche MC MURRICH (F. 1891) multipolare Einwanderung angab, nach HYDE (F. 1894) eine Einstülpungsgastrula besitzt.

In gewissem Sinne würde auch die vielumstrittene Entodermbildung von Aurelia aurita nach der Darstellung GOETTE's (S. 1887) hierher zu beziehen sein. Es handelt sich streng genommen nach GOETTE um eine multipolare Einwanderung, welche auf die vegetative Hälfte des Keimes beschränkt ist. Nach GOETTE zeigt die Blastula dieser Form ungleiche Wanddicke, indem die animale Hälfte des Keimes aus höheren, die vegetative aus niederen Zellen zusammengesetzt ist. Nur aus letzterer wandern Entodermzellen in das Blastocöl, welche es schliesslich vollkommen erfüllen. Das Urdarmlumen, sowie die Oeffnung des Blastoporus bilden sich nach GOETTE nachträglich durch Dehiscenz. Von anderen Autoren (HAECKEL, CLAUS, HEIN) wurde für Aurelia aurita, wie wir bereits oben bemerkt haben, Entodermbildung durch Einstülpung angegeben.

Entodermbildung durch polare Einwucherung ist im ganzen Kreise der Arthropoden ungemein verbreitet. Wie wir unten noch näher ausführen werden, findet hier die Keimblätterbildung meist in der Form einer localisirten Einwucherung statt, häufig unter Ausbildung eines den Blastoporus kennzeichnenden Grübchens der Oberfläche, eventuell einer in die Länge gezogenen Rinne. In anderen Fällen fehlt jede Spur einer derartigen Einbuchtung. Der Dotterreichthum der superficiell sich furchenden Eier bringt es mit sich, dass hier die einwuchernde Zellmasse sich meist frühzeitig unter dem Blastoderm ausbreitet und so zur Bildung eines als Keimstreif zu bezeichnenden Embryonalbezirkes führt.

5. Ueber apolare Entodermbildung und die sogenannte Delamination im Allgemeinen.

Während die im Vorhergehenden betrachteten Fälle von Entodermbildung als gemeinsames Merkmal erkennen liessen, dass die Sonderung des inneren Keimblattes sich vom vegetativen Pole oder doch von der vegetativen Hälfte der Blastula aus vollzieht, kommen wir jetzt zur Betrachtung der hauptsächlich bei Cölenteraten verbreiteten Typen, welche eine derartige polare Localisation der Entodermbildung nicht erkennen lassen, bei denen letztere vielmehr von der ganzen Oberfläche des Keimes diffus erfolgt, sei es, dass von scheinbar beliebigen Stellen des Blastoderms einzelne Zellen ins Blastocöl einwandern, sei es, dass Entodermzellen durch Theilung abgespalten werden, oder dass

endlich als Endstadium der Furchung keine Coeloblastula, sondern ein solider Keim, eine sogenannte Morula oder ein Syncytium resultirt, im Bereiche deren durch histologische Differenzirung eine epitheliale Aussenschicht von einer parenchymatösen Innenmasse abgesondert wird. Auch im letzteren Falle ergiebt sich schliesslich ein zweischichtiges Stadium in der Form einer sogenannten Sterrogastrula oder Parenchymella. Die Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Typen, über welche HICKSON (F. 1893, p. 135) eine gute übersichtliche Zusammenstellung geliefert hat, ist eine ungemein grosse. Es hat sich der Gebrauch eingebürgert, die meisten dieser Fälle von multipolarer Entodermbildung unter dem Namen Delamination zusammenzufassen, worunter sonach Processe der verschiedensten Art verstanden werden. Der Begriff der Delamination hat im Laufe der Zeit an Bestimmtheit verloren. Er unterliegt bei den verschiedensten Autoren nicht unerheblichen Schwankungen und die Verschiedenheiten in der Anwendung dieser Bezeichnung werden nicht unwesentlich durch den Umstand gefördert, dass thatsächlich die verschiedenen Typen multipolarer Entodermbildung, wie sie bei den mannigfaltigsten Formen der Cnidarier zur Beobachtung gelangen, vielfach durch Zwischenformen in einander übergehen. Ja man kann sagen, dass die „gemischten Typen“ die Mehrzahl der bisher beobachteten Fälle ausmachen. Man wird sich derzeit darauf beschränken müssen, unter „Delamination“ einen Sammelnamen zu verstehen, der alle Fälle von Entodermbildung umfasst, die sich nicht auf Invagination, Epibolie, polare Einwucherung oder multipolare Einwanderung zurückführen lassen.

Der Begriff der Delamination geht auf RAY LANKESTER zurück. Ursprünglich verstand man hierunter die Verdopplung der oberflächlichen Zellschicht durch Abspaltung der inneren Zellenenden. Der Process würde sich sonach auf jenen zurückführen lassen, den wir im Allgemeinen Theil dieses Werkes auf p. 171 (Fig. 73) als „Continuitätstrennung parallel zur Fläche der Zellschicht“ aufgeführt haben. Es sollten auf diese Weise durch quere Theilung jeder einzelnen Zelle aus einer oberflächlichen Zellschicht zwei parallel gelagerte Schichten (Ectoderm und Entoderm) hervorgehen, wobei aus dem Blastocöl schliesslich die Verdauungshöhle werden sollte. Die Vorstellungen, welche RAY LANKESTER von diesem Process der Entodermbildung entwickelte, finden in dem beigegebenen Schema Fig. 136 ihren Ausdruck. Unter der Voraussetzung, dass in der Eizelle (Fig. 136, *1*), wie das ja thatsächlich vielfach zu beobachten ist, eine deutliche Scheidung in Ectoplasma und Entoplasma vollzogen ist, wobei dem Entoplasma die Function der Verdauung aufgenommener geformter Nahrung übertragen sei, kommt es, da bei der Furchung zunächst nur Theilungsebenen mit radiärer Stellung, also Anticlinen im Sinne von SACHS (vgl. p. 171) in Frage kommen, schliesslich zur Entstehung einer Coeloblastula, deren Zellen eine deutliche Scheidung in einen ectoplasmatischen und einen endoplasmatischen Antheil erkennen lassen und bei welcher — so wurde angenommen — bereits das Blastocöl als verdauende Cavität fungiren sollte, indem die von Aussen aufgenommenen Nahrungspartikelchen durch die Zellwand hindurch in die innere Höhle eintreten (Fig. 136, *3*). Nun wird jede Zelle parallel zur Oberfläche getheilt. Es treten also Periclinen im Sinne von SACHS auf, wodurch der endoplasmatische Antheil jeder

Zelle von ihrem ectoplasmatischen abgetrennt wird. Es erfolgt auf diese Weise die Trennung von Ectoderm und Entoderm. Der Mund entsteht secundär durch Auseinanderweichen der Zellen an einer bestimmten Stelle (Fig. 136, *4*).

Als wesentlich für die Beurtheilung dieser von Ray Lankester als Hypothese der phylogenetischen Entstehung der beiden primären Keimblätter entwickelten Vorstellungsweise müssen zwei Punkte betrachtet werden: 1) die verdauende Cavität leitet sich vom Blastocöl ab und 2) das Entoderm wird von Anfang an als kontinuirliche Epithellamelle abgespalten. Beide Punkte haben durch die ontogenetische Forschung nicht genügende Unterstützung erfahren. Schon Balfour hat darauf hingewiesen, dass ein derartiger Modus von Delamination, wie er hier an der Hand des gegebenen Schemas entwickelt wurde, in der Natur nicht vorkommt. Am nächsten würden ihm noch die Geryoniden kommen, aber auch deren Entwicklung weicht von dem oben gegebenen Schema nicht unwesentlich ab. Nach der Correctur,

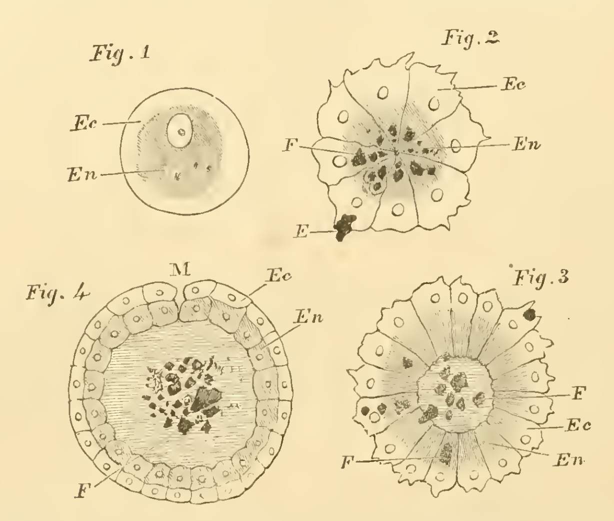


Fig. 136. Schemata zur Veranschaulichung der Ansichten Ray Lankester's bezüglich der Entstehung einer Gastrula durch Delamination. Durchschnittsbilder. (Aus Balfour's Handbuch.)

Fig. 1. Ei. Fig. 2. Ein Stadium in Furchung. Fig. 3. Beginn der Delamination nach Auftreten einer centralen Höhlung. Fig. 4. Am Ende der Delamination; der Mund bildet sich bei *M*.

In Fig. 1, 2, 3 bedeutet *Ec* Ectoplasma, *En* Endoplasma. In Fig. 4 bedeutet *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm.

welche die schematisirende Darstellung Fol's bezüglich der Geryonidenentwicklung durch Metschnikoff erfahren hat, verlaufen hier die Dinge — wie wir noch später darzustellen haben — auf eine etwas andere Weise. Die Entodermzellen sondern sich allerdings durch eine paratangentiale Theilung (Periclinen), aber einzeln, nicht in zusammenhängender Schicht. Sie erfüllen das Blastocöl vollkommen und die verdauende Cavität tritt erst später durch Auseinanderweichen der Zellen im Inneren auf.

Während sich — wie erwähnt — die Entodermbildung bei den metagenetischen Formen der Cnidarier, welche eine bewimperte,

frei schwimmende Coeloblastula aufweisen, durch Invagination oder durch polare Einwucherung vollzieht, finden sich die verschiedenen Typen der Delamination bei Formen, deren Eier in Gonophoren, Sporosacs etc. zur Entwicklung kommen oder bei denen die abgelegten Eier häufig mit Membranen oder Schleimhüllen versehen, seltener nackt am Grunde des Meeres die betreffenden Stadien durchlaufen, also allgemein gesprochen, bei Formen, deren Embryonen erst in späteren Stadien frei werden.

Wenn wir es versuchen, die verschiedenen hier in Frage kommenden Typen der Entodermbildung auseinanderzuhalten, so müssen wir nochmals auf das häufige Vorkommen gemischter Typen hinweisen, welche jede schematisirende Eintheilung in Frage zu stellen scheinen. Die verschiedenen hierher zu rechnenden Typen wurden schon von Balfour (1881) und Metschnikoff (S. 1886) der Hauptsache nach auseinandergehalten und neuerdings von Hickson (F. 1893) seiner Uebersicht zu Grunde gelegt, welch' letzterer das System durch Hinzufügung des vierten und letzten Typus ergänzte. Wir unterscheiden demnach:

1) **Die multipolare Einwanderung.** Bei einer Coeloblastula rücken an verschiedenen Stellen der Oberfläche, ohne vorhergehende Zelltheilung einzelne Zellen ins Innere des Keimes. Das Blastocöl wird auf diese Weise schliesslich mit einer soliden Entodermzellmasse erfüllt. Es kommt zur Bildung einer Sterrogastrula (Pseudomorula). Die Darmhöhle tritt später im Inneren der Entodermzellmasse auf.

2) **Die cöloblastische oder primäre Delamination** (Metschnikoff). Auch hier wird anfangs eine Coeloblastula gebildet. Durch paratangentiale, differentielle Theilung einzelner Zellen werden Entodermzellen ins Blastocöl abgegeben. Auch hier wird das Blastocöl von den einrückenden Entodermzellen meist vollständig erfüllt und die Gastrulahöhle auf ähnliche Weise, wie bei dem vorgehenden Typus gebildet.

Als **gemischte Delamination** unterscheidet Metschnikoff jene häufigen Fälle, bei denen das Entoderm sowohl durch Zelltheilung als auch durch Einwanderung entsteht. Der exacte Nachweis, ob neben der Zelltheilung auch ein blosses Einwandern von Zellen in Frage kommt, ist im einzelnen Falle meist schwer oder kaum zu erbringen.

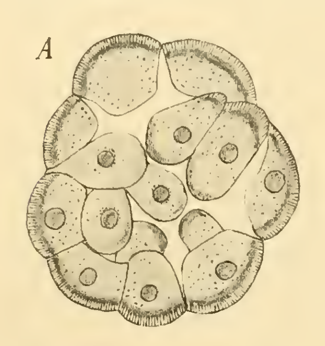
3) **Die Morula-Delamination oder secundäre Delamination** (Metschnikoff). Hier wird bei der Furchung kein Blastocöl zur Entwicklung gebracht. Der Keim ist von Anfang an solide. Es treten bei der Furchung frühzeitig sowohl Anticlinen (Theilungen mit radialer Theilungsebene) als auch Periclinen (Theilungen mit paratangentialer Theilungsebene) auf, ohne dass histologische Differenzen zwischen den Zellen im Inneren und den oberflächlichen Zellen zu erkennen wären. Ein solches Stadium wird als Morula bezeichnet. Die Sonderung von Ectoderm und Entoderm erfolgt durch histologische Differenzirung, indem die oberflächlichen Zellen durch raschere Theilung, durch epitheliale Anordnung und durch Ausbildung einer Basalmembran (Stützlamelle) als Ectoderm von den Zellen der Innenmasse (Entoderm) geschieden werden.

4) **Die syncytiale Delamination.** Sie findet sich bei jenen Cölenteraten, deren Furchung Beziehungen zur superficiellen Furchung der Arthropoden erkennen lässt. Indem die Zelltheilungen mehr oder weniger unterdrückt sind, bildet sich an Stelle eines soliden Zellhaufens (Morula) ein solides Syncytium, von welchem in späteren

Stadien durch histologische Differenzirungsprocesse, welche von den Autoren für die einzelnen Formen recht verschieden geschildert werden, die beiden primären Keimblätter abgespalten werden.

6. Die multipolare Einwanderung.

Der bestuntersuchteste, hierher zu beziehende Fall betrifft eine Aeginide, Aeginopsis (Solmundella) mediterranea (Fig. 137) nach den Untersuchungen von Metschnikoff (S. 1886), während im Allgemeinen für die Aeginiden, wie auch für die Trachynemiden und Cuninen die Bildung einer soliden Morula angegeben wird. Auch für Aeginopsis mediterranea lauten die Angaben Metschnikoff's über das Vorhandensein oder die Ausdehnung der Furchungshöhle etwas unbestimmt. Jedenfalls setzt die Entodermbildung hier schon sehr frühzeitig (nach Stadium 16) ein. Die Eier von Aeginopsis scheinen nackt abgelegt zu werden. Die Furchung ist eine ziemlich reguläre äquale. Schon im Stadium 16 zeigen die Zellen, obgleich sie an Grösse nicht von einander abweichen, gewisse Differenzen, indem manche mit einem grösseren, andere nur mit einem sehr kleinen Antheil an dem oberflächlichen, radiär-streifigen Ectoplasmasaume des Keimes participiren. Letztere, über die ganze Oberfläche des Embryos unregelmässig vertheilt, gerathen ins Innere, wobei ihr streifiger Ectoplasmaantheil eingeengt wird und schliesslich vollständig verschwindet. Diese ins Innere rückenden Elemente, welche zu Entodermzellen werden, erfüllen schliesslich den Innenraum des Keimes vollständig. Die oberflächlichen Zellen, welche wir als Ectodermzellen bezeichnen können, theilen sich nun rascher, ordnen sich epithelartig an und entwickeln Geisselhaare (Fig. 137 *B*). Die anfangs rundliche Sterrogastrula wird später in die Quere gestreckt und geht schliesslich in die eigenthümlich gestaltete typische Aeginidenlarve (Spec. Th., 1. Aufl., p. 32, Fig. 23) über.



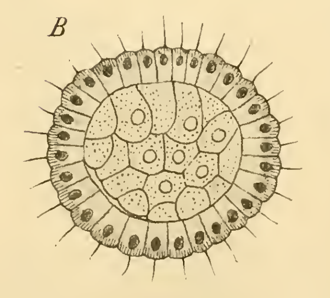


Fig. 137. Entodermbildung bei Aeginopsis mediterranea an Durchschnittsbildern. (Nach Metschnikoff.)

A der Keim besteht aus ca. 32 Zellen.
B späteres Stadium. Freischwimmende Larve mit zwei Keimschichten.

Es ist einleuchtend, dass jene Stadien der Entwicklung von Aeginopsis, in denen die Entodermbildung sich vollzieht, einer Morula vollkommen gleichen. Während es aber zum Begriffe der Morula gehört, dass alle ihre Zellen, die oberflächlichen wie die inneren, ein noch gleichartiges Material darstellen, hat hier schon die Differenzirung der beiden Keimblätter begonnen, welche bei Aeginopsis an dem Fehlen oder Vorhandensein der streifigen Ectoplasma-

schicht ihren sichtbaren Ausdruck findet. Mit Recht hat Wl. Gerd (sowie auch Brauer u. A.) auf diesen Unterschied hingewiesen und vorgeschlagen, alle jene soliden Keime, welche ihre innere Zellmasse einer vorzeitig einsetzenden Entodermbildung verdanken, als Pseudomorula zu bezeichnen. Es fehlt nicht an Autoren, welche die Ansicht vertreten, dass schliesslich alle Morulae unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten seien. Es würde dann unser Morula-Delaminationstypus vollständig in Wegfall zu kommen haben. Wir haben uns bisher noch nicht zu einer derartigen Aenderung entschliessen können. Die Angaben mancher Autoren lauten zu bestimmt. Wir würden als echte Morula jene Fälle zu bezeichnen haben, in denen ein solider Keim seinen Ursprung direct dem Furchungsprocesse verdankt, wie dies bei Clava nach Harm (F. 1902) der Fall zu sein scheint; als Pseudomorula müssten jene Stadien benannt werden, bei denen dem soliden Zustande eine deutliche Coeloblastula vorhergeht. Es würde sich dann die Pseudomorula mit dem Begriffe einer Sterrogastrula oder Parenchymella ziemlich decken. Es muss allerdings als zweifelhaft erscheinen, ob die Begriffe der echten Morula und der Pseudomorula sich scharf auseinanderhalten lassen. Denken wir uns die Processe der Entodermbildung in sehr frühe Furchungsstadien verlegt, bei denen ein deutliches Blastocöl noch gar nicht zur Entwicklung gekommen ist, so müsste die Pseudomorula in eine echte Morula übergehen. Wer berechtigt uns aber andererseits, bei einem solid gebauten Furchungsstadium, in welchem sämmtliche Blastomeren einander noch vollkommen gleichen, wie dies bei der Morula von Clava und anderen Formen der Fall ist, von einer bereits eingetretenen Sonderung in Ectoderm und Entoderm zu sprechen?

Die Fälle von reiner multipolarer Einwanderung scheinen im Allgemeinen ziemlich selten zu sein. Wl. Gerd (F. 1892) hat sie für Bougainvillea angegeben, da er sich von dem Vorkommen von Theilungen nicht überzeugen konnte. Sie wird auch in einer vorläufigen Mittheilung von Wulfert (F. 1901) für Gonothyraea mehr beiläufig erwähnt. Ihr Vorkommen scheint sonach gegenüber der weiten Verbreitung der folgenden Typen ein mehr sporadisches zu sein. Die Entodermbildung von Actinia equina, welche nach Appellöf (F. 1900) streng genommen auch hierher zu rechnen wäre, wollen wir des Zusammenhanges halber erst im nächsten Abschnitte behandeln.

7. Die cöloblastische und gemischte Delamination.

Es empfiehlt sich aus praktischen Gründen die Besprechung der beiden Typen zusammenzufassen. Es ist vielfach nicht klar zu ersehen, ob neben der cöloblastischen Delamination auch noch in bestimmten Fällen Einwanderung von Zellen ohne vorhergegangene Theilung stattfindet oder nicht. Die Zusammenfassung beider Typen hat insofern eine gewisse Berechtigung, als — wie es scheint — in allen Fällen von gemischter Delamination die Entodermbildung durch Theilung oder Abfurchung über die Einwanderung ganzer, nicht vorher getheilter Zellen beträchtlich überwiegt.

Wir beschreiben zunächst die Vorgänge bei den Geryoniden, welche sozusagen das Schulbeispiel für die cöloblastische Delamination (primäre Delamination nach Metschnikoff) (S. 1886) dar-

stellen. Nach den älteren Angaben von FOL (S. 1873) für Geryonia fungiformis sollte die Delamination nach einem eigenthümlich gesetzmässigen Typus verlaufen. Das Ei wird von einer Schleimhülle umgeben abgelegt. Die Furchung ist eine äquale. Es kommt eine ungemein reguläre Coeloblastula zu Stande. Die Delamination beginnt im Stadium 32—64. Die 32 Zellen der Blastula theilen sich

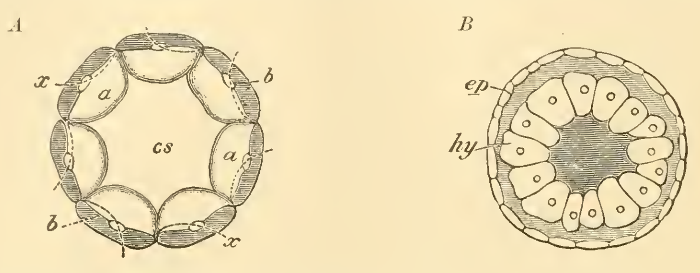


Fig. 138. Schematische Darstellung der Delamination bei Geryonia fungiformis. (Nach FOL aus BALFOUR's Handbuch.)
A Stadium im Anfang der Delamination; die punktirten Linien *x* deuten die Bildung der nächsten Theilungsebenen an. *B* Stadium am Ende der Delamination.
cs Furchungshöhle, *a* Endoplasma, *b* Ectoplasma, *ep* Ectoderm, *hy* Entoderm.

nämlich eigenthümlich inäqual, indem von jeder Zelle eine kleine linsenförmige, rein ectoplasmatische Zelle nach der Oberfläche abgeschnürt wird. (Die Richtung dieser Theilung ist in Fig. 138 *A* durch punktirte Linien angegeben.) Das Stadium 64 besteht dann aus 32 kleinen linsenförmigen Zellen und 32 grösseren Zellen, welche einen ectoplasmatischen und endoplasmatischen Antheil enthalten. Nun werden auch letztere paratangential getheilt und es entsteht ein Stadium 96, aus 64 an der Oberfläche gelegenen linsenförmigen Ectodermzellen und aus 32 nach innen abgegebenen Zellen bestehend,

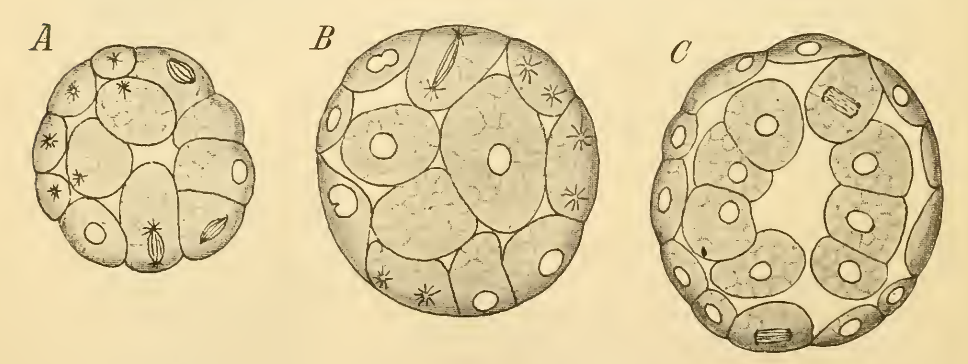


Fig. 139. Drei Stadien der Entodermbildung von Liriope mucronata. Im optischen Durchschnitt. (Nach METSCHNIKOFF.)

welche sich zur Bildung der Entodermzellschicht zusammenschliessen (Fig. 138 *B*). Die Gastralhöhle würde hiernach aus dem Blastocöl hervorgehen. Nach den Untersuchungen METSCHNIKOFF's (S. 1886) an Geryonia proboscidalis und Liriope mucronata (Fig. 139) erscheint uns die Entodermbildung der Geryoniden in einem etwas anderen Lichte. Sie beginnt hier bereits im Stadium 16, in-

dem neben Theilungen mit paratangential gelagerter Spindel auch solche mit radiär gestellter Spindel auftreten, welch' letztere zur Abtrennung von Entodermzellen ins Innere des Keimes führen. Es kommt nicht zu den regulären Stadien 32, 64, 128 etc. und ebenso fehlen auch die von Fol erwähnten eigenthümlichen schiefen Theilungen. Die Abschnürung von Entodermzellen ins Innere geht in den folgenden Stadien weiter fort und schliesslich wird das ganze Blastocöl mit Entodermzellen erfüllt (Fig. 139 *B*). Es bildet sich auf diese Weise, wenigstens bei Liriope, eine solide Parenchymella. Bei Geryonia proboscidalis scheinen sich Reste des Blastocöls in der Masse der unregelmässig angeordneten Entodermzellen gelegentlich zu erhalten. Aus der Parenchymella wird eine „Diblastula", indem sich die Entodermzellen zu einer einschichtigen Blase umordnen (Fig. 139 *C*). Wie diese innere Blase später durch Entwicklung der Medusengallerte linsenförmig abgeplattet und gegen den Mundpol gedrängt wird, wie daselbst der Mund zum Durchbruch kommt und wie sich die Meduse weiter entwickelt, ist aus dem Spec. Theile (1. Aufl., p. 30) zu ersehen.

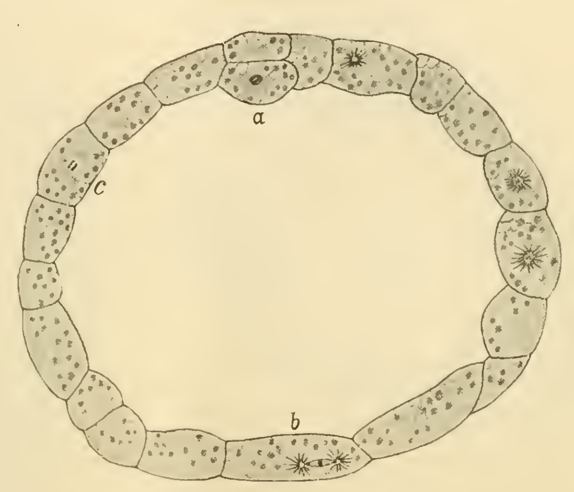


Fig. 140. Coeloblastula von Hydra (nach Brauer) mit beginnender Einwanderung von Entodermzellen. Bei *a* eine Zelle nach vorhergegangener periclinaler Theilung ins Innere gerückt, bei *c* eine solche Theilung in Vorbereitung; dagegen bei *b* eine Zelle in Theilung mit paratangentialer Spindel (anticlinale Theilung).

Die Form der gemischten Delamination scheint vielen Hydroiden zuzukommen. Als das bestbekannte Beispiel kann wohl derzeit die Entodermbildung von Hydra nach den Untersuchungen von Brauer (F. 1891) gelten. Für diese Form hatte Kleinenberg (S. 1872) Morula-Delamination, Kerschner (S. 1880) und Korotneff (S. 1883) polare Einwucherung angegeben. Nach Brauer bildet sich hier das Entoderm multipolar durch Einwanderung von Zellen in toto oder nach vorher gegangener Quer- oder Schieftheilung. Das Ei von Hydra durchläuft seine ersten Entwicklungszustände von einer Gallerthülle umgeben, dem Mutterkörper vermittelst eines napfförmigen Ovarialrestes angeheftet. Nach erfolgter Delamination bildet das Ectoderm eine äussere cuticulare und eine innere elastische Hülle aus. Die Furchung ist total und äqual. Schon vom Stadium 8 ab ist die Furchungshöhle erkennbar. Es kommt zur Ausbildung einer regulären Coeloblastula (Fig. 140) mit mächtig entwickelter Furchungshöhle, deren Wand aus ungefähr 128 Zellen zusammengesetzt ist und ringsum circa gleiche Mächtigkeit aufweist. Während bisher die Theilungsspindeln eine paratangentiale Lage einnahmen (Fig. 140 bei *b*), treten nunmehr neben solchen auch Theilungen mit radiär gestellter

Spindel (Fig. 140 bei *c*) und schräge Theilungen auf. Die letzteren beiden führen zur Abschnürung von Entodermelementen in das Blastocöl (Fig. 140 bei *a*). Nebenbei erfolgt aber auch Einwanderung von Zellen in toto (Fig. 141). Sowohl Abschnürung von Zellen durch Theilung als Einwanderung erfolgen an beliebigen Stellen der Oberfläche, also multipolar. Auf diese Weise wird die Zahl der Entodermzellen im Inneren fortwährend vermehrt, bis sie schliesslich das Blastocöl vollkommen erfüllen (Fig. 142). Bisher hatten die Ectoderm- und die Entodermelemente ziemlich den gleichen histologischen Character. Die schärfere Sonderung der beiden Keimblätter wird dadurch hervorgerufen, dass die Ectodermzellen sich nunmehr rasch und oft theilen und zu einer aus prismatischen Zellen bestehenden, gleichmässigen, gegen die Entodermzellen scharf abgesetzten Schicht

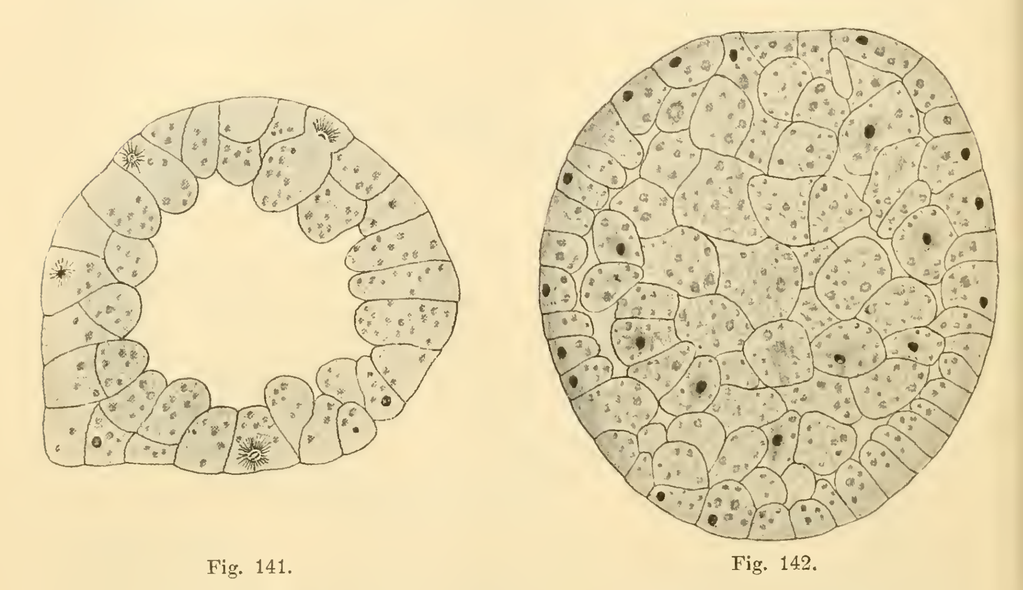


Fig. 141. Fig. 142.

Fig. 141. Keim von Hydra mit weiter vorgeschrittener Einwanderung von Entodermzellen. (Nach Brauer.)

Fig. 142. Embryo von Hydra am Schlusse der Entodermbildung. Die Entodermzellen erfüllen den Innenraum des Keimes fast vollständig. (Nach Brauer.)

verbinden (Fig. 143 *A*). Es werden nun die oben erwähnten Keimhüllen abgeschieden (Fig. 143 *B s*). Die interstitiellen Zellen (Fig. 143 *i*) bilden sich auf ähnliche Weise, wie dies Kowalevsky und Marion für das Mesoderm der Anthozoen angegeben haben, nämlich durch Einwanderung von Ectodermzellen in eine zwischen Ectoderm und Entoderm zur Ausbildung kommende Gallerte. In letzterer haben wir vermuthlich die erste Grundlage für die später auszubildende Stützlamelle zu erblicken. Die Gastralhöhle entsteht im Inneren der Entodermzellmasse durch Auseinanderweichen von Zellen. An ihrer Ausbildung ist wahrscheinlich, wie schon Kleinenberg angab, eine Verflüssigung, ein degenerativer Zerfall von Zellen betheiligt. Der Mund bricht erst später, nach dem Ausschlüpfen der jungen Hydra, aus den Keimblättern durch, und zwar — wie Brauer in Ueberein-

stimmung mit KLEINENBERG vermuthet — entsprechend dem früheren Richtungskörperpole.

Bei einer Reihe von Hydroiden scheint die Entodermbildung in ganz übereinstimmender Art zu verlaufen, wie bei Hydra. Wir fussen hier wieder auf den Untersuchungen BRAUER's (F. 1891) für Tubularia mesembryanthemum (Fig. 144). Es muss allerdings bemerkt werden, dass die Angaben verschiedener Autoren bezüglich der Embryonalentwicklung von Tubularia recht mannigfaltige sind. CIAMICIAN (S. 1879) war wohl im Irrthum, wenn er meinte, Epibolie nach inäqualer Furchung feststellen zu können. Von späteren Untersuchern wurde meist die Bildung einer soliden Morula angegeben, so von BALFOUR und KLEINENBERG (1880), METSCHNIKOFF (S. 1886), HAMANN (S. 1882), CONN (S. 1882) und TICHOMIROFF (S. 1887). Noch neuerdings geben HARGITT (F. 1904) für

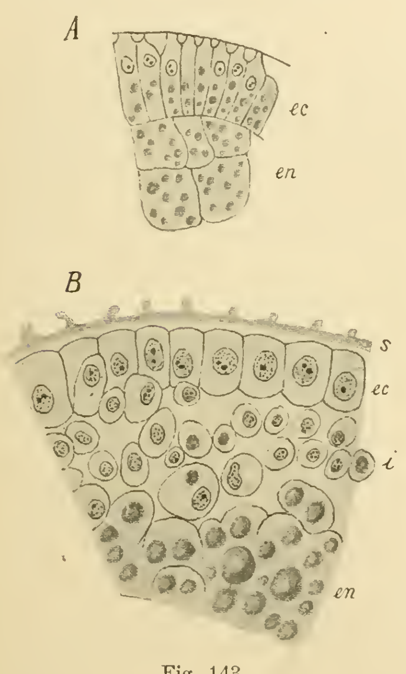


Fig. 143.



Fig. 144.

Fig. 143. Schnitte durch spätere Embryonalstadien von Hydra. (Nach BRAUER.) *A* Ectoderm und Entoderm scharf gesondert. Beginnende Abscheidung der cuticularen Schale. *B* Bildung der interstitiellen Schicht. *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *i* interstitielle Schicht, *s* cuticulare Schicht.

Fig. 144. Entodermbildung bei Tubularia mesembryanthemum. (Nach BRAUER). Multipolare Einwanderung von Zellen nach vorhergegangener periclinaler Theilung.

Tubularia mesembryanthemum und ALLEN (F. 1900) für Parypha (Tubularia) crocea an, dass ursprünglich im Ei blosse Kernvermehrung stattfinde, dass durch einen später einsetzenden Furchungsprocess eine solide Morula gebildet werde und dass die Sonderung von Ectoderm und Entoderm durch schärfere Abtrennung der oberflächlichen Zellen von der inneren Zellmasse erfolge. Demgegenüber muss daran festgehalten werden, dass nach BRAUER in allen von ihm untersuchten Fällen eine deutliche Coeloblastula vorhanden ist. BRAUER konnte bei Tubularia zweierlei Entwicklungsweisen feststellen. Nach dem ersten Typus resultirt aus einer ziemlich unregelmässig verlaufenden totalen Furchung eine Coeloblastula, an welcher das Entoderm durch Quertheilung von Zellen (Theilung mit

radiär gestellten Spindeln) gebildet wird (Fig. 144). Das Blastocöl erfüllt sich mit Entodermzellen. Eine Einwanderung von Zellen in toto konnte nicht sicher nachgewiesen werden. Die weiteren Entwicklungsvorgänge an diesem soliden Pseudomorulastadium erfolgen ganz wie bei Hydra. Raschere Theilung der Ectodermzellen und epitheliale Anordnung derselben, die Abspaltung der interstitiellen Schicht, die Ausbildung der Stützlamelle etc. Die Leibeshöhle (Gastrocöl) wird durch Verflüssigung der central gelegenen Entodermzellen gebildet, worauf die übrigen Entodermzellen sich als gastrales Epithel anordnen. Der II. Typus der Furchung von Tubularia beginnt mit einer anfänglichen Kernvermehrung ohne Zelltheilung. Schliesslich beginnt die so entstandene vielkernige Masse einzelne kleine Zellen abzuschnüren und sie wird durch fortschreitende Abfurchung von Blastomeren schliesslich völlig aufgebraucht. Auch bei diesem Typus entwickelt sich als Endstadium der Furchung eine Coeloblastula. Die weiteren Entwicklungsvorgänge stimmen mit den für den ersten Typus geschilderten überein.

Ganz ähnlich verläuft die Entstehung des Entoderms bei Eudendrium capillare nach Metschnikoff (S. 1886) mit wenig entwickelter Furchungshöhle [während Hargitt (F. 1904) die Bildung einer Morula nach superficieller Furchungsart angiebt], wahrscheinlich auch bei Campanularia caliculata (Metschnikoff S. 1886) und bei Halecium tenellum (Hamann S. 1882). Ferner ist hierher zu rechnen Hydractinia nach Bunting (F. 1894) mit Entodermbildung durch Abfurchung, ohne Einwanderung, Cordylophora nach Morgenstern (S. 1901) und der zweite Typus von Gonothyraea loveni (nach Wulfert F. 1901).

Cöloblastische Delamination ist auch für verschiedene Actinien und eine Form der Madreporaria (Manicinia) angegeben worden. Von Actinien wären hierher zu rechnen: Actinia equina nach Appellöf (F. 1900), Metridium marginatum nach Mc Murrich (F. 1891) und vielleicht auch Cereactis aurantiaca nach den Angaben von Kowalevsky und Goette (1898). Wir schildern die Verhältnisse, wie sie sich nach Appellöf's Untersuchungen für Actinia equina darstellen, eine Form, für welche Jourdan (S. 1879—1880) wahrscheinlich irrthümlich das Vorkommen einer Invaginationsgastrula angegeben hatte. Appellöf legt grosses — vielleicht allzu grosses — Gewicht auf die scharfe Trennung zweier Processe: Absonderung von Nahrungsdotter ins Blastocöl und Entodermbildung. Beide Vorgänge, oft mit einander verwechselt, hätten nichts mit einander zu thun. Bei Actinia equina zeigt sich nämlich, dass das Innere der Coeloblastula allmählich mit Dotterdetritus erfüllt wird, welcher von den dotterreichen inneren Enden der Blastodermzellen stammt. Gleichzeitig mit dieser Absonderung von Dottermaterial gerathen auch Blastodermzellen ins Innere. Diese einwandernden Blastodermzellen, welche sich von den normalen durch die Beschaffenheit ihrer Kerne unterscheiden, sind ebenso wie die ganze innere Dottermasse dem Zerfall und späterer Resorption anheimgegeben. Wenn sich das ganze Blastocöl auf diese Weise mit Dotter erfüllt hat, beobachtet man eine Einwanderung von Blastodermzellen mit normalen Kernen und normaler Tinktionsfähigkeit. Sie ordnen sich an der Oberfläche der Nahrungsdottermasse zu einer inneren Schicht und werden zum Entoderm. Man kann also sagen,

dass an der Blastula zweierlei Processe nacheinander ablaufen: 1) die Absonderung von Nahrungsdotter und 2) die Einwanderung von Entodermzellen. Ob auch Abschnürung durch Zelltheilung vorkommt, wie dies für andere Actinien angegeben wurde, ist nicht ersichtlich.

Eine solche Abschnürung der Entodermelemente durch Theilung wurde von H. V. Wilson (S. 1888) für Manicinia areolata (Madreporaria) und von Mc Murrich (F. 1891), für Metridium marginatum angegeben. Nach Wilson schnüren sich an der Coeloblastula von Manicinia, indem sich die hohen Zellen der Wand quer theilen, die inneren Theilstücke in der Form von grobkörnigen Zellen ab, welche schliesslich die Furchungshöhle vollkommen erfüllen und dort eine Art Syncytium bilden. Aus letzterem geht das definitive Entoderm hervor, indem die dem Entoderm anliegenden Zellen sich zu einem Epithel anordnen, während die Innenmasse schliesslich resorbirt wird. Appellöf hat die Angaben Wilson's und die von Mc Murrich zum Gegenstande einer ablehnenden, aber vielleicht berechtigten Kritik gemacht. Beide Autoren hätten die eigentliche Entodermbildung nicht beobachtet. Was ihnen sich als Delamination darstellte, sei nur die schärfere Absonderung der dotterreichen inneren Zellenenden zum Zwecke der Dotterabgabe etc. Demnach muss es noch fraglich erscheinen, welche Verbreitung der hier vorliegende Typus bei den Anthozoen besitzt.

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass der vorliegende Typus auch bei Acraspeden angegeben wird, nämlich für Aurelia marginalis, bei welcher Form nach Hyde (F. 1894) die Entodermzellen multipolar durch tangentiale Theilung nach Innen abgegeben werden (Fig. 129, p. 216). Wir haben auf diese Vorgänge, sowie auf die weiteren Angaben von multipolarer Entodermbildung bei Aurelia aurita nach Goette (Einwanderung von Zellen in toto von der vegetativen Keimeshälfte aus) schon früher (p. 224) Rücksicht genommen.

Fassen wir schliesslich zusammen, so können wir sagen: Cöloblastische Delamination ist bisher beobachtet bei Geryoniden, bei Hydra, bei einer Anzahl Hydroiden, bei einigen Actinien und Acraspeden.

8. Die Morula-Delamination.

Wir fassen unter dieser Bezeichnung jene Fälle zusammen, in denen als Resultat des Furchungsprocesses ein solider, vielzelliger Keim entwickelt wird, der in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Typisch für den Begriff der Morula würde hierbei sein, dass die Zellen bereits eine mehrschichtige Anordnung erkennen lassen. Wenn sich, wie dies nach Kowalevsky (S. 1884) und Bergh (S. 1888) bei Lucernaria) vorkommt (Fig. 114, p. 202), sämmtliche radial angeordnete Blastomeren im Mittelpunkte des Embryos berühren, so bilden sie gewissermassen eine einzige Schicht. Wir sprechen in diesem Falle von einer Sterroblastula. Bei der Morula (Fig. 145) werden durch Quertheilung (Theilung mit radiär gestellten Spindeln) frühzeitig Zellen ins Innere abgegeben und wir können daher hier oberflächliche Zellen von Zellen unterscheiden, welche ganz im Inneren gelegen sind. Im Uebrigen sind die oberflächlichen und die inneren Zellen ausser durch diese Beziehungen der Lage

durch keinerlei sonstige sichtbare Differenzen von einander zu unterscheiden. Für die Entwicklung der Morula ist characteristisch, dass hier während der Furchung niemals eine, wenn auch noch so gering entwickelte, Furchungshöhle zu beobachten ist.

Der Name Morula wird ja derzeit noch in verschiedenem Sinne verwendet. Er geht auf HAECKEL zurück, welcher in seinen „Studien zur Gastraeatheorie" die Vorstellung entwickelte, dass sich in der Eifurchung aller Thiere als Vorstufe der Blastula ein Morulastadium unterscheiden lasse. Die Furchung sollte zunächst zur Ausbildung eines soliden Aggregates gleichartiger, unregelmässig angeordneter Blastomeren führen, welche, über die Oberfläche kugelförmig vorspringend, dem Keime eine gewisse Aehnlichkeit mit einer Brombeere verleihen. Erst später sollte durch Auseinanderweichen der Zellen im Inneren ein Blastocöl zur Entwicklung kommen. Dementsprechend hat HAECKEL nach den von ihm auseinander gehaltenen Furchungstypen eine Archimorula (bei totaler äqualer Furchung), Amphimorula (bei inäqualer Furchung), Discomorula (bei discoidaler Furchung) und Perimorula (bei superficieller Furchung) unterschieden. Als man jedoch später erkannte, dass in vielen Fällen die erste Anlage des Blastocöls schon in frühen Stadien der Furchung (im Stadium 4 und 8) zu bemerken sei, und dass meist den Blastomeren eine regelmässige, sozusagen einschichtige Lagerung zukomme, indem bei der Blastomerentheilung nur Anticlinen (Theilungen mit paratangential gelagerter Spindel), nicht aber Periclinen (Theilungen mit radiär gestellter Spindel oder sogenannte Quertheilungen) zu beobachten seien, kam die Vorstellung von dem Auftreten eines echten Morulastadiums in einen gewissen Misscredit und es hat nicht an Vertretern der Anschauung gefehlt, dass dieses Stadium überhaupt aus der Reihe der realisirten Typen der Entwicklung vollkommen zu streichen sei. Es wurde ja überhaupt die ursprüngliche HAECKEL'sche Vorstellung — wie wir oben (p. 167) ausgeführt haben — dass der Keim anfangs ein völlig isotropes Gebilde sei, in welchem erst nachträglich (bei Beginn der Gastrulation) eine axiale Differenzirung inducirt werde, zum Falle gebracht, da viele Beobachtungen zu dem Schlusse führten, dass die primäre Hauptachse, die Differenzirung einer animalen und vegetativen Hälfte des Keimes, schon in der befruchteten Eizelle fixirt sei. Diese Beobachtungen waren auch der Annahme einer Morula, als eines ungeordneten Zellhaufens, im Ganzen nicht günstig.

So wurde die Bezeichnung Morula allmählich auf ein immer engeres Gebiet eingeschränkt. Sie hat sich in der Embryologie nur hier und dort erhalten. Es besteht beispielsweise der Gebrauch, in der Amphibienentwicklung die brombeerförmigen späteren Furchungsstadien, welche der Blastula vorausgehen, als Morulae zu bezeichnen, obgleich der Bau dieser Stadien sich von dem ursprünglichen Begriffe einer Morula wesentlich entfernt. Diesem Begriffe kommen die Entwicklungsstadien einiger Cölenteraten, welche wir eben hier zu besprechen haben, noch am nächsten. Freilich haben BRAUER (1891) und nach ihm GERD (1892) die Vermuthung ausgesprochen, dass es sich in allen hierher zu rechnenden Fällen nur um eine Pseudomorula, einen in Wirklichkeit bereits zweischichtigen Keim handle, bei welchem in Folge frühzeitigen Auftretens der Keimblätterbildung bereits die Sonderung in Ectoderm und Entoderm vollzogen sei. Diese Vermuthung ist nicht

ganz ohne Berechtigung, wenn wir berücksichtigen, dass viele hierher zu rechnende Fälle noch ungenügend untersucht sind und dass demnach Stadien, welche für die Auffassung bestimmend sein können, sich der Beobachtung entzogen haben mögen. Hat doch vor Brauer Niemand eine Ahnung davon gehabt, dass sich bei Hydra eine Coeloblastula mit so mächtig entwickeltem Blastocöl vorfinde, wenngleich die Coeloblastula hier schon von Kerschner und Korotneff beobachtet war. Noch erstaunlicher muss es erscheinen, dass allen Untersuchern der vielstudierten Tubularia-Entwicklung mit Ausnahme von Brauer (und Ciamician) das Stadium der Coeloblastula bei dieser Form völlig entgangen ist. Rechnen wir aber auch immerhin eine Reihe von Fällen, für welche Delamination nach vorhergegangener Morulabildung angegeben wird, auf Kosten derartiger Beobachtungslücken oder auf Beobachtungen an ungenügend konservirtem Material, so bleiben doch immerhin noch Fälle übrig, die, wie es scheint, gewissenhaft untersucht sind und uns veranlassen, an dem vorliegenden Typus einstweilen noch festzuhalten. Es wäre gekünstelt, in diesen Fällen von vorzeitig einsetzender Entodermbildung zu sprechen.

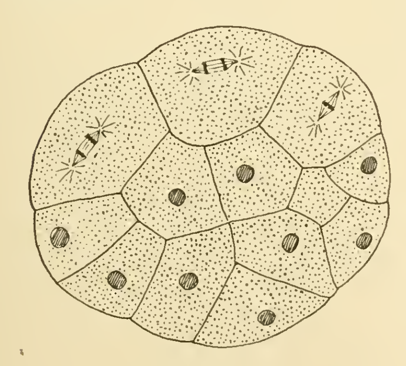


Fig. 145.

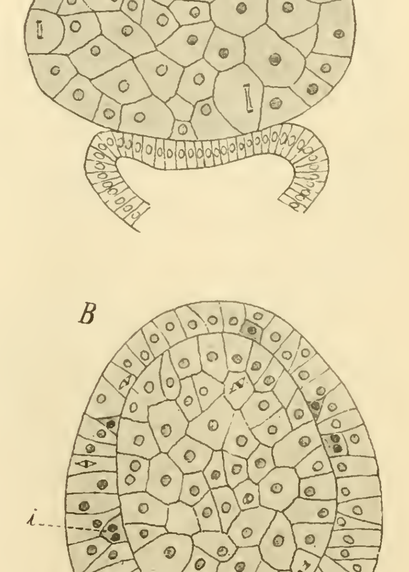


Fig. 146.

Fig. 145. Morula von Clava squamata im Durchschnitt. 32-zelliges Stadium. (Nach K. Harm.)

Fig. 146. Entodermbildung von Clava squamata an Durchschnitten. (Nach K. Harm.)

A vielzellige Morula, *B* Absonderung des Ectoderms, Differenzirung von Mund- und Anheftungspol, *i* interstitielle Zellen.

Hierher ist die Entwicklung von Clava squamata nach Harm (F. 1902) zu rechnen. Die Entwicklung vollzieht sich hier (wie auch bei Tubularia) im Gonophor, aus welchem erst die bewimperten Planulae ausschwärmen. Die Furchung ist eine ziemlich reguläre. Es kommen zwar geringfügige Grössenunterschiede und characteristische Lageverschiebungen der Blastomeren, sowie

Varianten des Furchungstypus, an Brauer's II. Typus von Tubularia erinnernd, vor. Bei normaler Entwicklung ist die Furchung eine totale und es stossen die Blastomeren im Inneren stets dicht aneinander. Mit dem Stadium 32 wird der Keim mehrschichtig, indem neben paratangential gelagerten Spindeln da und dort (also multipolar) radiäre Spindeln auftreten (Fig. 145) wodurch einzelne Blastomeren nach Innen zu abgefurcht werden. Es entsteht auf diese Weise ein vielzelliger Keim (Fig. 146 *A*), dessen Zellen noch sämmtlich gleiche Grösse und gleichen histologischen Character haben. Eine Differenzirung der beiden Keimblätter vollzieht sich dadurch, dass die Zellen an der Oberfläche ihre polyedrische Gestalt verlieren und in die prismatische übergehen und dass sich an ihrer Basis, also gegen das Entoderm zu, eine anfangs schwach wellenförmige, aber bald deutlicher werdende Abgrenzung geltend macht. Hier erscheint die Stützlamelle zunächst als eine feine Membran. Der Embryo geht nun allmählich in die Form der Planula über. Er nimmt eine ovoide Gestalt an (Fig. 146 *B*). Man kann einen breiteren Sinnespol und einen spitzeren Mundpol unterscheiden. Zwischen den prismatischen Ectodermzellen treten nun die kleineren interstitiellen Zellen (Fig. 146 *B i*) auf, welche sich durch Theilung von den ersteren herleiten. Im Entoderm ordnen sich jene Zellen, welche der Stützlamelle zunächst liegen, epithelartig an. Die Zellen weiter im Inneren verlieren ihren Dottergehalt und wandern dann als kleine Zellen zwischen die oberflächlicher gelagerten ersterwähnten grösseren Entodermzellen ein. Es verbleibt sonach ganz im Inneren nur die von den Zellen abgegebene Dottermasse mit einigen zurückgebliebenen Zellen, welche schliesslich der Verflüssigung und Resorption anheimfallen. Die Bildung des definitiven Entoderms vollzieht sich sonach ziemlich ähnlich, wie dies Brauer für Tubularia angegeben. Die Planula bedeckt sich mit Wimpern und schwärmt aus.

Ganz ähnliche Vorgänge von Morula-Delamination wurden für verschiedene Hydroiden angegeben, so, wie bereits erwähnt, für Tubularia (von Metschnikoff, Tichomiroff u. A.), für Campanularia angulata, Plumularia setacea und Sertularia pumila von Metschnikoff (S. 1886), für Tubularia und Plumulariden von Hamann (S. 1882), für Tubularia, Eudendrium und Sertularella von Tichomiroff (S. 1887).

Mit dem hier gegebenen Bilde stimmen auch alle Angaben überein, welche bisher bezüglich der Entodermbildung der Alcyonaria gemacht wurden. Nach Lacaze-Duthiers S. 1864 (Corallium), Kowalevsky (Alcyonium, Gorgonia), v. Koch S. 1887 (Gorgonia), E. B. Wilson S. 1884 (Renilla), Hickson F. 1905 (Alcyonium), Kowalevsky und Marion S. 1883 (Clavularia und Sympodium) und Appellöf F. 1900 (Pennatula phosphorea) handelt es sich hier um denselben Typus, wie wir ihn oben für Clava squamata geschildert haben, allerdings häufig mit einer Hinneigung zu anfänglicher mehr oder minder weit gehender Blastomerenverschmelzung (Renilla, Gorgonia, Alcyonium, Clavularia). Nach Kowalevsky und Marion (S. 1883) zeigt das dotterreiche Ei von Sympodium coralloides den Dotter vorwiegend in den inneren Partien angesammelt. Durch eine totale und annähernd äquale Furchung kommt eine solide Morula (Fig. 147 *A*) zu Stande, deren innere Zellen dotterreicher sind, als die äusseren.

Diese Differenz zwischen den Zellen der inneren Schicht und den äusseren wird in den späteren Furchungsstadien noch deutlicher (Fig. 147 *B*). Die Ectodermzellen wandeln sich durch fortgesetzte Theilung in ein prismatisches Epithel um. Es kommt die Stützlamelle zur Entwicklung. Von den inneren Zellen constituiren sich die der Stützlamelle zunächst liegenden als definitives Entoderm, während die übrigen der Verflüssigung anheimfallen (Fig. 147 *C*).

Hier schliessen sich auch die Lucernariden und vielleicht auch die Cubomedusen an. Die Lucernariden haben (Kowalevsky, Bergh, S. 1888) eine Sterroblastula, aus welcher sich durch im Einzelnen weniger genau bekannte Processe eine Sterrogastrula, ein zweischichtiger, solider Keim, entwickelt. Metschnikoff, welcher Kowalevsky's Präparate kannte, hebt bezüglich der Entodermbildung die Uebereinstimmung mit den Aeginiden hervor. Von Cubomedusen liegen nur spärliche kurze Notizen von Conant (1897) für Tripedalia vor, aus denen sich wohl Beziehungen zur Entwicklungsweise der Lucernariden herauslesen lassen.

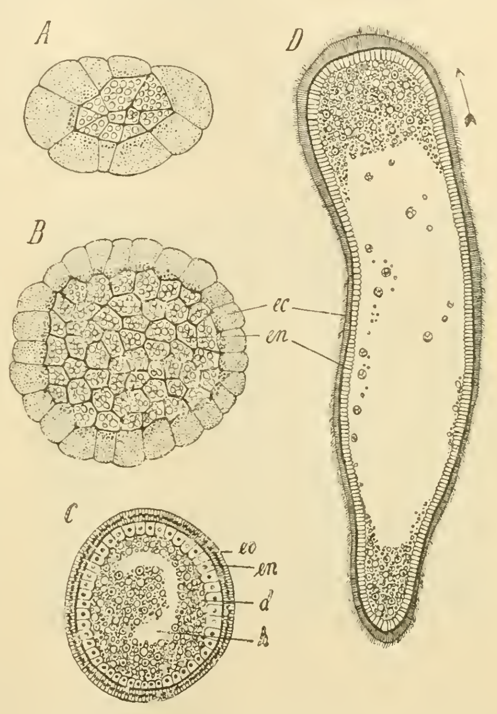


Fig. 147. Entwicklungsstadien von Sympodium coralloides. Nach Kowalevsky und Marion.)

A und *B* Morulastadien mit beginnender Entodermsonderung, *C* Embryo mit entwickeltem definitiven Entoderm *en* und innerer Detritusmasse *d*, in welcher die Anfänge der Darmhöhle *h* zu erkennen sind, *D* bewimperte Planula, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Es gehören ferner hierher die Aeginiden, Trachynemiden und Cuninen. Unter den Aeginiden ist Polyxenia leucostyla durch einen von Metschnikoff besonders hervorgehobenen Typus von eigenthümlich gemischter Delamination ausgezeichnet, indem sich hier Einwanderung, Abfurchung und Epibolie neben einander vorfindet. Polyxenia albescens und Aegineta (Solmoneta) flavescens, erstere von Metschnikoff, letztere von Maas (F. 1901) und Stschelkanowzew studiert, schliessen sich unserem Typus an; Aeginopsis (Solmundella) mediterranea, welche — wie oben erwähnt — multipolare Einwanderung aufweist, steht ihm nahe.

Von Trachynemiden hat Metschnikoff (S. 1886) Rhopalonema velatum und Aglaura hemistoma studiert; letztere durch deutlich inäquale Furchung bei darauffolgender Morulation bemerkenswerth.

Cunina proboscidalis gehört nach METSCHNIKOFF und STSCHELKANOWZEW (F. 1906) auch hierher. Nach letzterem Autor findet sich bei dieser Form anfänglich, wie bei superficieller Furchung, blosse Kernvermehrung ohne Zelltheilung.

Erwähnt sei schliesslich noch, dass Alles, was wir von der Keimblätterbildung der Siphonophoren wissen, auch diesem Typus zufällt (Fig. 148). Die Furchung ist eine totale und äquale und führt zu einem soliden Morulastadium. Indem dasselbe an seiner Oberfläche eine Schicht kleiner bewimperter Zellen zur Entwicklung bringt, entsteht ein zweischichtiges kugeliges oder in die Länge gestrecktes Planula-Stadium (Fig. 148 *A*). Die grossen saftreichen Innenzellen verwandeln sich sodann in kleine Zellen (*hy* in Fig. 148 *B*), welche unter dem Ectoderm das definitive Entoderm constituiren, während durch fortschreitende Aufzehrung der grossen, dotterreichen Zellen der innere Gastrularaum zur Entwicklung gebracht wird. Wir geben zur Verdeutlichung dieser Vorgänge eine auf Halistemma (Stephanomia) pictum bezügliche Abbildung nach den Untersuchungen METSCHNIKOFF's (S. 1874), auf denen unsere Kenntniss dieser Processe hauptsächlich fusst. (Vgl. Spec. Th., 1. Aufl., p. 34 ff.)

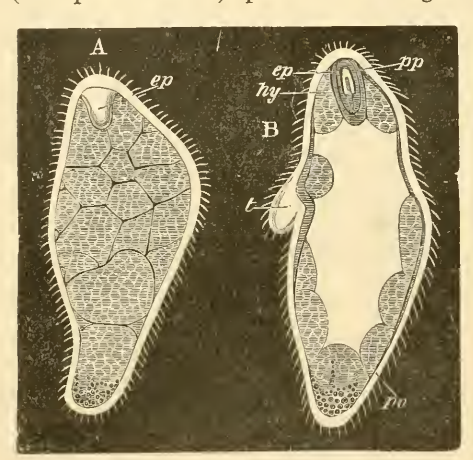


Fig. 148. Zwei Entwicklungsstadien von Halistemma (Stephanomia) pictum). (Nach METSCHNIKOFF, aus BALFOUR's Handbuch.)
A bewimpertes Planulastadium, *ep* Anlage der Pneumatophore als Ectodermeinwucherung. *B* älteres Stadium mit centraler Magenhöhle, *po* Anlage des ersten Magenschlauches, *t* Fangfadenanlage, *pp* Pneumatocyste, *ep* ectodermale Umhüllung derselben (Pneumatosaccus), *hy* Entoderm in der Umgebung der Pneumatophore.

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Morula-Delamination (secundäre Delamination) gefunden wurde bei vielen Hydroiden, den Siphonophoren, den Aeginiden, Trachynemiden und Cuninen, den Alcyonariden und bei den Stauro- und Cubomedusen (?).

9. Die syncytiale Delamination.

Es wird für eine Reihe von Hydroiden angegeben, dass der Keim in jenen Stadien, in denen die Sonderung von Ectoderm und Entoderm sich vollzieht, keinerlei Zellgrenzen erkennen lässt. Er stellt sonach keine Morula, sondern ein vielkerniges Syncytium dar. Die Bildung des Ectoderms erinnert an die Entstehung des Blastoderms bei den Insecten. Hat sich das Ectoderm durch eine zarte Membran (Stützlamelle) von der Innenmasse geschieden, so wird letztere (der im Inneren verbliebene Rest des Syncytiums zum Theil dazu verwendet, durch einen ähnlichen Process das definitive Entoderm zu entwickeln, zum Theil aber verfällt sie einer degenerativen Auflösung.

Wir müssen gestehen, dass wir gewisse Zweifel an der Richtigkeit der gemachten Angaben nicht vollkommen unterdrücken können. Wenn es uns fraglich erscheinen musste, ob der Typus der Morula-Delamination als ein wohlbegründeter zu betrachten sei, so erheben sich gegen den vorliegenden Typus wohl noch ernstere Bedenken. Man darf nicht vergessen, dass an Querschnitten unter dem Einflusse verschiedener Conservirungsmethoden die Blastomerengrenzen recht undeutlich werden können. Wenn wir sehen, dass für manche Formen eine Syncytiumbildung angegeben wird, bei denen andere Autoren nichts oder nur wenig davon bemerken konnten (z. B. Tubularia mesembryanthemum), oder wenn angegeben wird, dass z. B. bei Eudendrium am lebenden Objecte eine Abfurchung wahrzunehmen ist, von der am conservirten Embryo nichts zu bemerken war, wenn wir berücksichtigen, dass gleichzeitig allerhand Merkwürdiges über die Kerne berichtet wird (Verschwinden des ersten Furchungskernes, Zerstreuung seiner Chromatinpartikelchen durch den ganzen Embryo, Regeneration der Kerne aus solchen kleinsten Fragmenten, amitotische Theilung etc.), so muss man sich die Frage vorlegen, wieviel von diesen Angaben etwa auf Rechnung der Conservirungsmethoden zu setzen sei.

Dass in den ersten Furchungsstadien der Cölenteraten gelegentlich eine gewisse Annäherung an die superficiale Furchung stattfindet, indem Kerntheilung ohne oder mit unvollständiger Blastomerentheilung abläuft, ist über allen Zweifel sichergestellt. Wir haben auf diese Fälle zu wiederholten Malen hingewiesen, so z. B. oben bei der Beschreibung des Brauer'schen II. Typus für Tubularia. Renilla, Clavularia, Gorgonia, Urticina wären noch hier zu nennen. Dagegen wird für andere Formen angegeben, dass die Furchung anfänglich eine totale sei, während sie in den späteren Stadien, wenn die Morula zur Ausbildung kommen sollte, durch Verfliessen der Blastomeren zur Bildung eines Syncytiums führt. So verhält sich Turritopsis (nach Brooks und Rittenhouse, 1907) und wahrscheinlich auch Eudendrium, wie man vielleicht aus den Abbildungen Tichomiroff's (S. 1887) und der nicht ganz leicht zu verstehenden Beschreibung von Hargitt (F. 1904) schliessen darf. Von einer syncytialen Delamination kann man natürlich nur in jenen Fällen sprechen, in denen der Zustand der Blastomerenverschmelzung in jenen Stadien beobachtet wurde, in denen sich die Sonderung der Keimblätter vollzieht. Hierbei kann die Furchung in den früheren und ersten Stadien eine totale gewesen sein, oder aber von Anfang an auf blosse Kerntheilung ohne Theilung des Zellleibes beschränkt gewesen sein.

Die Furchung von Turritopsis ist nach Rittenhouse anfangs eine ziemlich reguläre, totale, wird aber in den späteren Stadien immer unregelmässiger. Sie erinnert in ihren mannigfaltigen Varianten an die Bilder, welche Metschnikoff für Oceania armata gegeben hat. Ein Blastocöl kommt nicht zur Entwicklung. Die Furchung führt zu einer unregelmässig geformten Morula (Fig. 149 *A*), welche an Durchschnitten die Blastomerengrenzen deutlich erkennen lässt. Während sich nun dies Zellaggregat regelmässiger formt und in die ovoide Gestalt der jungen Planula übergeführt wird (Fig. 149 *B*), verschwinden die Zellgrenzen vollkommen. Es wird ein Syncytium gebildet, an welchem aber sehr bald die Differenzirung des Ecto-

derms einsetzt. Die Kerne des Syncytiums vermehren sich an der Oberfläche, und ihnen entsprechend treten von Aussen einschneidende neue Zellgrenzen auf. Es wird auf diese Weise eine Schicht prismatischer Ectodermzellen gebildet (Fig. 149 *C*), welche sich von dem inneren Rest des Syncytiums bald durch Ausbildung einer zarten Basalmembran (Stützlamelle) schärfer sondert. Die Planula bedeckt sich nun

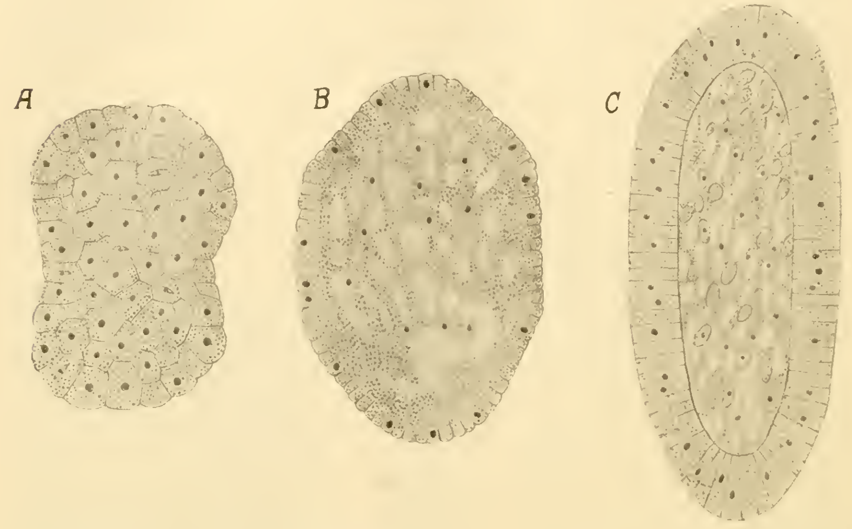


Fig. 149. Drei Entwicklungsstadien von Turritopsis. (Nach BROOKS und RITTENHOUSE.)

A Morula, *B* Stadium der Blastomerenverschmelzung, *C* junge Planula mit abgesondertem definitiven Ectoderm.

mit Wimpern und schwimmt umher. Erst in späteren Stadien erfolgt die Differenzirung des Entoderms, indem nach Ausbildung der Stützlamelle nun in der inneren syncytialen Masse Zellgrenzen auftreten. Diese primitiven Entodermzellen liegen anfangs unregelmässig. Später tritt im Inneren ein Spaltraum als erste Anlage des Gastrocöls auf und die Zellen ordnen sich zu einem definitiven, entodermalen Epithel an.

Bei den Hydrocoralliae, deren Entwicklung von HICKSON (F. 1890 u. 1893) untersucht wurde, scheinen Vorgänge der Furchung, eine Trennung des Keimes in gesonderte Blastomeren, vollständig zu fehlen. Der Keim stellt von Anfang an ein Syncytium dar. Die Verhältnisse erinnern hier ungemein an die Vorgänge der Furchung im Insektenei. Wir folgen den Schilderungen HICKSON's für Distichopora violacea, mit denen aber die von demselben Autor für das kleine, dotterarme Ei von Millepora plicata, sowie für das dotterreichere von Allopora dem Wesen nach völlig übereinstimmen. Das Ei von Distichopora ist ebenfalls reichlich mit Nahrungsdottereinlagerungen versehen. Der erste Furchungskern soll vollständig verschwinden. Hierbei sollen durch Kernfragmentation kleinste Chromatinpartikelchen im Eiraume zerstreut werden. Später treten im Ei Plasmainseln auf, anfangs weniger (Fig. 150 *A*), später mehr (Fig. 150 *B*), welche durch ein plasmatisches Reticulum unter einander

zusammen hängen. In diesen Plasmainseln bilden sich nun Kerne durch einen Process, der an freie Kernbildung erinnern soll, aber — wie HICKSON annimmt — auf eine Regeneration der Kerne durch Vereinigung der früher erwähnten Chromatinfragmente zurückzuführen sein soll. Hierauf erfolgt die Sonderung des Ectoderms, indem — ganz wie bei der Blastodermbildung der Insecten — zunächst

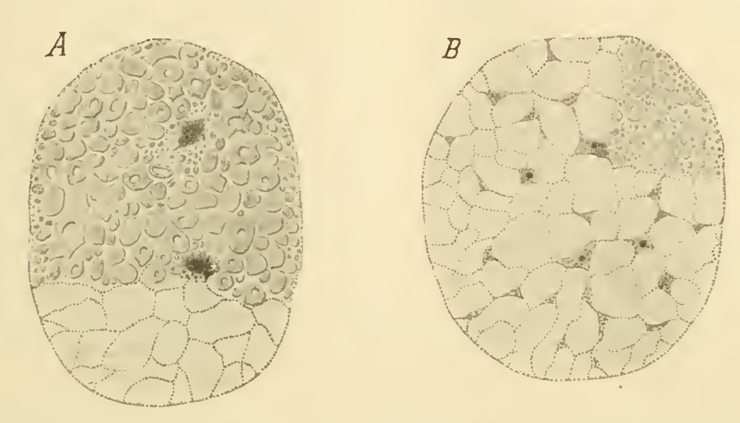


Fig. 150. Jüngere Stadien der Entwicklung von Distichopora violacea. (Nach SYDNEY J. HICKSON.)

A mit 2 Plasmainseln, in welchen sich Chromatingranula finden. Der Dotter im unteren Theil der Zeichnung weggelassen.

B mehrere plasmatische Knoten im Reticulum zum Theil mit, zum Theil ohne Kern.

Kerne in der oberflächlichen Plasmaschicht auftreten (Fig. 151 *A*) und dann um jeden Kern eine entsprechende Plasmamasse abgetrennt wird (Fig. 151 *B*). Bei den Theilungen dieser Ectodermzellen wurden Mitosen beobachtet, während bei den Kerntheilungen im inneren Theil des Syncytiums, aus welchem später durch noch nicht genauer verfolgte Umwandlungen das Entoderm hervorgeht, amitotische Kerntheilung wahrscheinlich sein soll.



Fig. 151. Zwei Stadien der Ectodermbildung von Distichopora violacea. (Nach SYDNEY J. HICKSON.)

A jüngeres, *B* älteres Stadium. Die Nahrungsdotterkörnchen in *A* völlig, in *B* zum Theil weggelassen.

Ausser den schon erwähnten Angaben haben wir noch hierher zu beziehen die Mittheilungen von KOROTNEFF für Myriothela, von TICHOMIROFF (S. 1887) für Aglaophenia, ferner die Angaben von HARGITT (F. 1904) für Tubularia mesembryanthemum und Corydendrium parasiticum, für Eudendrium (F. 1904),

für Pennaria und für Clava leptostyla, sowie von Allen (F. 1900) für Parypha (Tubularia) crocea. Es muss erwähnt werden, dass bei den von Hargitt untersuchten Formen neben der Syncytiumbildung vielfach noch wirkliche Durchfurchung des Eiinhaltes beobachtet wurde, so dass hier, wie auch bei anderen Formen verschiedenartige Entwicklungstypen neben einander vorzukommen scheinen.

10. Die Discogastrula.

Als Discogastrula wurde von Haeckel jene Form des zweischichtigen Keimes bezeichnet, welche bei discoidal sich furchenden Eiern auftritt, welche sich sonach aus einer Discoblastula hervorbildet. Es wurde hierbei die Annahme gemacht, dass der Rand der Keimscheibe sich nach unten einschlägt und, indem er sich zwischen Keimscheibe und Dottermasse ausbreitet, schliesslich zur Bildung einer unteren Schicht, des Entoderms führt. Die Discogastrula repräsentirt sonach einen mützenförmigen zweischichtigen Keim, welcher der ungefurchten Dotterkugel aufruht und dieselbe allmählich umwächst. Der Rand dieser Mütze wurde als Blastoporus in Anspruch genommen.

Diesem abstrahirten Schema nähern sich in der That die Verhältnisse bei den Vertebraten, allerdings unter gewissen Modificationen, die kurz zu besprechen sind. Wenn wir aber die Keimblätterbildung sämmtlicher Formen, die sich durch discoidale Furchung auszeichnen (Scorpion, Pyrosoma, Cephalopoden, meroblastische Vertebraten), betrachten, so ist zunächst hervorzuheben, dass die Verhältnisse der einzelnen Gruppen so verschiedene sind, dass ihre Unterordnung unter ein gemeinsames Schema nicht durchführbar ist. Wir müssen die einzelnen Gruppen gesondert besprechen, können uns aber kürzer fassen, da wir bereits oben (p. 133 u. ff.) einiges Hierhergehörige beigebracht haben.

Ganz exceptionell stehen die Scorpione da, insofern bei ihnen die discoidale Furchung nicht von der totalen inäqualen hergeleitet werden kann, sondern als ein specieller Fall der superficiellen Furchung zu betrachten ist. Wir führen die discoidale Furchung der Scorpione auf unseren Typus II b der superficiellen Furchung (p. 132) zurück, den wir als superficielle Furchung mit vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies bezeichnen, und der sich bei Nebalia, den Mysideen, Cumaceen und Isopoden vorfindet (vgl. bezüglich der Entwicklungsweise dieser Formen die unten im Capitel: Keimblätterbildung bei den Arthropoden gegebene Darstellung). Dementsprechend ist der Rand der Keimscheibe bei den Scorpionen nicht als Blastoporus zu betrachten. Die unteren Schichten der anfangs einschichtigen Keimscheibe entwickeln sich hier nicht vom Keimscheibenrande aus, sondern durch einen Einwucherungsprocess, welcher flächenständig, d. h. im Bereiche der Keimscheibe selbst zur Entwicklung kommt. Die Stelle dieser Einwucherung macht sich als ein in der Keimscheibe excentrisch gelagerter weisslicher Fleck (ähnlich dem Cumulus primitivus der Spinnen) bemerkbar. Die excentrische Lage dieser Einwucherungsstelle kennzeichnet die Symmetrieebene und das hintere Ende des scheibenförmigen Embryos. Die einwuchernden Zellen sondern sich frühzeitig

in Dotterzellen, Entodermzellen, Mesodermzellen und Genitalzellen (vgl. oben p. 134 u. ff.).

Die Bildung der unteren Schicht an der ursprünglich einschichtigen Keimscheibe der Cephalopoden lässt sich leichter auf das HAECKEL-sche Schema der Discogastrula beziehen. Wir würden die Verhältnisse der Cephalopodenembryonen vielleicht von den dotterreicheren Keimen gewisser Gastropoden (wie Nassa und Fulgur) ableiten können. Die Keimblätterbildung der Cephalopoden beginnt mit einem Wucherungsprocess am Rande der Keimscheibe, durch welchen derselbe verdickt und mehrschichtig wird. Doch setzt dieser Wucherungsprocess nicht rings um die Peripherie der Keimscheibe ein; es bleibt, wie wir durch die Untersuchungen von TEICHMANN (F. 1903) wissen, hiervon eine Randpartie ausgenommen, welche den vorderen Rand der Embryonalanlage kennzeichnet. Die Wucherungszone hat sonach hufeisenförmige Gestalt. Die einwuchernden Zellen breiten sich später unter der Keimscheibe aus und liefern das Entoderm des Embryos, der auf diese Weise zweischichtig wird. Das Mesoderm und die Gruppe der Genitalzellen entstehen durch eine weitere Einwucherung hinten in der Mediane der Keimscheibe (vgl. oben p. 140 u. ff.).

Recht unbestimmt lauten noch die Angaben über die Keimblätterbildung der Pyrosomen. Die Embryonalanlage ist hier von Anfang an mehrschichtig und es scheint die Sonderung in Ectoderm, Mesoderm und Entoderm durch eine Art Delaminationsprocess zu Stande zu kommen (vgl. oben p. 145).

Die Vorgänge der Gastrulation an der Keimscheibe der meroblastischen Vertebraten-Eier seien hier der Vollständigkeit halber kurz behandelt. Sie haben in anerkannten Werken der neueren Zeit eine ausführlichere Behandlung erfahren (O. HERTWIG, H. E. ZIEGLER), auf deren Schilderungen auch unsere hier gegebene Darstellung im Wesentlichen fusst. Die Vorgänge, durch welche die Keimscheibe der Selachier oder Teleostier in ein aus mehreren differenten Lagen (Keimblätter) bestehendes Gebilde umgewandelt wird, lassen sich am besten verstehen, wenn man sie von den Verhältnissen der holoblastischen Vertebrateneier herleitet, und für diese mag uns das viel untersuchte Froschei als Paradigma dienen. Wie sich unter der Annahme einer vermehrten Einlagerung von Nahrungsdottersubstanzen aus dem totalen inäqualen Furchungsmodus die discoidale Furchung ableiten lässt, ist bekannt genug. Diese ballastartige Einlagerung führt zu einer beträchtlichen Vergrösserung der vegetativen Hälfte des Eies, welcher nun die plasmatische animale Hälfte als Keimscheibe aufruht. Sie verhindert aber auch eine Durchfurchung des vegetativen Theiles. Gefurcht wird nur die Keimscheibe, während in den der Keimscheibe anliegenden Theilen der ungefurchten Dottermasse zerstreute Furchungskerne (gewissermassen als Kerne verschmolzener Macromeren zu betrachten) zur Beobachtung kommen. Die letzteren werden als Dotterkerne bezeichnet.

Wir können sonach die Eier mit discoidaler Furchung als Keime betrachten, in denen die bei total und inäqual sich furchenden Eiern vorhandene telolecithale Anordnung der Substanzen ins Extrem getrieben ist. Es wird aber für die folgenden Betrachtungen noch eine Bemerkung dienlich sein, die wir schon auf das Amphioxus-Ei anzuwenden hatten (p. 28). Das Verhalten der telolecithalen Eier ist durch eine excentrische Anordnung der Nahrungsdottersubstanzen

bedingt. Diese excentrische Lage macht sich bei den Chordaten nach einer zweifachen Richtung geltend. Erstens ist der Mittelpunkt der Nahrungsdotteransammlung (wie bei allen telolecithalen Eiern) in der Richtung gegen den vegetativen Pol zu verschoben. Zweitens ist dieser Mittelpunkt seitlich verschoben, und zwar gegen jene Seite, welche wir als die posteroventrale Seite des Keimes bezeichnen müssen[1]). Diese Verhältnisse werden durch einen Blick auf Fig. 9, p. 27 sowie auf die beistehenden Erläuterungen der Verhältnisse des Amphioxus-Eies verdeutlicht werden. Es ergiebt sich aus diesen Verhältnissen, dass alle jene Entwicklungsprocesse, welche sich im Umkreise um die Hauptaxe ausbilden (wie die Gastrulaeinstülpung) in der anterodorsalen Hälfte frühzeitig einsetzen werden, während sie in der posteroventralen Hälfte erst später zur Ausbildung kommen. Die anterodorsale Hälfte des Keimes, als die plasmareichere, eilt in der Entwicklung der posteroventralen Hälfte voran. Sie ist überhaupt reicher an plastischen Fähigkeiten und der vornehmste Sitz aller Organentwicklung bei den Chordaten.



Fig. 152.

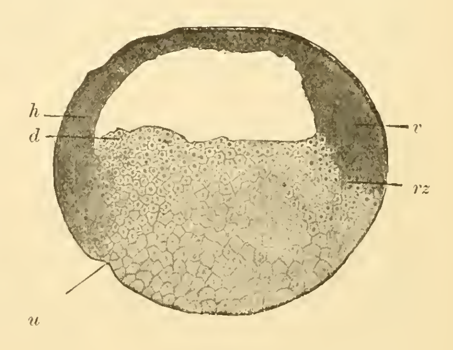


Fig. 153.

Fig. 152. Blastulastadium von Rana fusca im Durchschnitt. (Nach O. HERTWIG.) Vgl. auch Fig. 113, p. 201.

Fig. 153. Sagittalschnitt des Eies von Rana fusca, mit erster Spur der Urmundanlage. (Nach O. SCHULTZE, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

d Dotterzellen, welche gegen die Furchungshöhle emporgehoben werden, *h* verdünnter, anterodorsaler Theil der Keimblasenwand, *v* verdickter posteroventraler Theil der Keimblasenwand, *u* beginnende Gastrulaeinstülpung, *rz* Randzone.

Die Furchung der Amphibien ist eine totale inäquale. Sie schliesst ab mit der Herstellung einer mehrschichtigen inäqualen Coeloblastula (Fig. 152) von deutlich bilateral-symmetrischem Bau (O. SCHULTZE). Der Grössenunterschied zwischen Macromeren und Micromeren ist

---

1) Wir orientiren das Amphibienei in der gleichen Weise wie das Ei von Amphioxus (vgl. oben p. 27), indem wir uns bezüglich des ersteren an den von KOPSCH erbrachten Nachweis halten, dass der animale Eipol einer vorderen Partie der Bauchseite der jungen Larve, der vegetative Pol dagegen einer hinteren dorsalen Partie entspreche. Die Eiaxe verläuft sonach schräg gegen die spätere Körperlängsaxe, und wir müssen dementsprechend von einer anterodorsalen und einer posteroventralen Eihälfte sprechen. Die als erstes Zeichen eintretender Gastrulation sichtbar werdende „Sichelrinne“ und die hier sich bildende „dorsale Urmundlippe“ gehören der anterodorsalen Hälfte des Eies an. Wir kommen auf diese Verhältnisse noch später zurück und werden sie durch schematische Figuren nach KOPSCH erläutern (vgl. unten Fig. 158 p. 251).

kein allzu erheblicher. Dagegen ist der Dickenunterschied des animalen und vegetativen Theiles der Wand ein sehr beträchtlicher. Die Furchungshöhle ist dementsprechend gegen den animalen Pol verschoben. Der bilaterale Bau der Blastula ist daran kenntlich, dass die Furchungshöhle mehr nach jener Seite rückt, an welcher die Gastrulaeinstülpung zuerst bemerkbar wird (Fig. 153). Dementsprechend ist der gegenüberliegende Theil der Seitenwand der Keimblase (entsprechend der Stelle, an welcher der Samenfaden eingedrungen ist) deutlich verdickt (Fig. 153 bei *v*). Die animale Hälfte des Keimes ist durch Pigment dunkel gefärbt, die Macromerenpartie ist weisslich. Die pigmentirte Zellenschicht reicht seitlich etwas über den Aequator herab[1]). Die pigmentirten Micromeren gehen durch allmähliche Uebergänge in die unpigmentierten Macromeren über und diese Zone wird nach Goette als Randzone bezeichnet. In ihr tritt die ringförmige Gastrulaeinstülpung auf.

Würde sich nämlich die ganze Macromerenschicht gleichmässig einstülpen, so würden wir — vorausgesetzt, dass in der Furchungshöhle für eine solche Einstülpung sich überhaupt Platz fände — einen Urdarm erhalten, dessen Scheitelpartie sehr mächtig ist, während die Seitenwände, welche der Randzone entstammen, geringere Dickendimensionen aufweisen müssten. Es zeigt sich nun, dass die centrale Portion der Macromeren der Einstülpung einen gewissen passiven Widerstand entgegensetzt (das gleiche Verhalten ist bereits bei Amphioxus zu beobachten). Sie wird erst in späteren Stadien ins Innere verdrängt. Der Urdarm ist dementsprechend kein gleichmässig entwickeltes Gewölbe, sondern die erwähnte centrale Partie ragt als ein Zapfen (ähnlich den Verhältnissen, welche wir oben p. 213 für Urticina geschildert haben) in das Urdarmlumen hinein. Mit anderen Worten: es muss sich hier eine ringförmige Einstülpung ausbilden und da — wie wir oben erwähnt haben — die anterodorsale Seite des Keimes in der Entwicklung gegenüber der posteroventralen Seite vorauseilt, so wird die ringförmige Einstülpung entsprechend der anterodorsalen Seite des Eies zuerst erscheinen und dort die grösste Mächtigkeit erlangen, während die posteroventrale Seite an der Ausbildung dieser Einstülpung verspätet und in geringerem Maasse sich betheiligt.

So erklären sich die Eigentümlichkeiten der Gastrulation der Amphibien. Das erste, was wir am Froschei von den Vorgängen der Gastrulation beobachten, ist das Auftreten einer halbmondförmig gekrümmten Furche oder Rinne (*bp* in Fig. 154 *A*) an der Grenze der pigmentirten und der hellen Zone, und zwar entsprechend der anterodorsalen Seite des Eies (Sichelrinne oder Rusconische Furche). Indem sich diese Rinne jederseits gegen die posteroventrale Seite verlängert, nimmt sie Hufeisenform an (Fig. 154 *B*).

---

1) Das Pigment findet sich hauptsächlich in den oberflächlichsten Schichten der animalen Eihälfte localisirt. Die Pigmentvertheilung ist eine derartige, dass ungefähr $^2/_3$ der Eioberfläche pigmentirt erscheinen, während $^1/_3$ pigmentfrei bleibt. Die bilaterale Symmetrie des Eies documentirt sich auch dadurch, dass das helle Feld an der anterodorsalen Hälfte weiter gegen den animalen Pol hinaufreicht als an der posteroventralen (vgl. die punktirte Linie in den Fig. 158 *A* und *B*). Hier an der Grenze des hellen Feldes in der anterodorsalen Hälfte entwickelt sich jener blassgraue Halbmond, welcher der Lage nach an die Anlage der Neurochordalplatte der Ascidien erinnert (*n* in Fig. 13 *A*, pag. 32).

Sie schliesst sich endlich zu einer ringförmigen Furche (sogenannter Rusconischer After, Fig. 154 *C* und *D*), welche nun den centralen hellen Dotterpfropf allseitig umschliesst. Indem sich dieser ringförmige Blastoporus zusammen zieht, verkleinert sich das von ihm umschlossene Feld immer mehr (Fig. 154 *D*). Es muss erwähnt werden, dass diese Verengerung des Blastoporus hauptsächlich durch ein Vorwachsen der erstentstandenen anterodorsalen Urmundlippe (unter Mitwirkung der seitlichen Partien) zu Stande kommt, während die zuletzt gebildete posteroventrale Lippe sich, wie es scheint, nur wenig an der Verengerung des Urmundes betheiligt (vgl. die punktirten Linien in Fig. 154 *C* und *D*). Zum Schluss stellt der Urmundrest einen median verlaufenden kleinen Spalt dar (*bp* in Fig. 154 *E*). Inzwischen ist bereits die Medullarplatte als verdickte Partie des Ectoderms sichtbar geworden. Sie kennzeichnet uns die Region des Embryos, unter welcher die eingestülpte Gastralhöhle die mächtigste Ausdehnung besitzt.

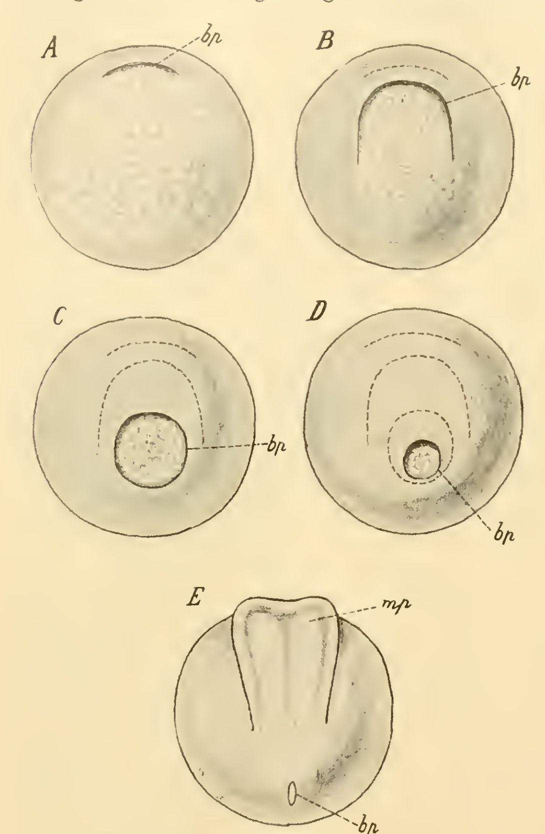


Fig. 154. Flächenansichten des Froscheies vom vegetativen Pole gesehen, in aufeinanderfolgenden Stadien der Gastrulation. Schematisch.

A erste Entstehung der Sichelrinne, *B* hufeisenförmiger Blastoporus, *C* und *D* ringförmiger Blastoporus (Rusconischer After), *D* spaltförmiger Blastoporusrest. In *B*—*D* ist die frühere Lage und Gestalt des Blastoporus durch punktierte Linien gekennzeichnet. *bp* Blastoporus, *mp* Medullarplatte.

Ueber die Vorgänge im Inneren geben Sagittalschnitte die entsprechende Auskunft. Fig. 153 steht dem Blastulastadium noch ungemein nahe. Man erkennt bei *v* die posteroventrale Verdickung der Wand. Die gegenüberliegende Wandpartie erscheint dünner. Ihr entspricht in der Uebergangs- oder Randzone eine kleine Einbuchtung der Oberfläche, bei *u*, in welcher wir die erste Andeutung der Sichelrinne erkennen. Mit dieser Einbuchtung correspondirt eine gegen den animalen Pol gerichtete Bewegung des über ihr stehenden Zellmaterials, welche durch eine leichte Vorwölbung der betreffenden Stelle des Bodens der Furchungshöhle (bei *d*) gekennzeichnet wird. Ein Durchschnitt durch ein etwas späteres Stadium, welches zu

experimentellen Zwecken einer leichten Compression in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pole unterworfen worden war (Fig. 155), zeigt die Sichelrinne etwas vertieft (bei *gr*). Ihr entspricht nun schon ein deutlicher in die Furchungshöhle vorragender Zellkeil (bei *x*). Ein weiterer Schnitt (Fig. 156) bezieht sich auf ein Stadium, in welchem der Blastoporus bereits ringförmige Gestalt angenommen hat. An diesem Schnitt muss sonach die Gastrularinne zweimal getroffen sein (bei *dul* und *vul*). Wir unterscheiden demnach hier eine anterodorsale und eine posteroventrale Urmundlippe. Betrachten wir zunächst die Verhältnisse im Bereiche der zuerst entstandenen anterodorsalen Urmundlippe (sogenannte dorsale Urmundlippe der Autoren, *dul*). Sie tritt uns nun in der Gestalt einer Umschlagsfalte entgegen. Wir stehen unter dem Eindrucke, dass durch einen Einstülpungsvorgang ein Theil der kleinzelligen Partie der Randzone nach innen und aufwärts gedrängt wird. Von den beiden Blättern dieser Falte

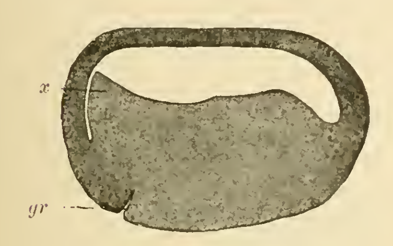


Fig. 155.

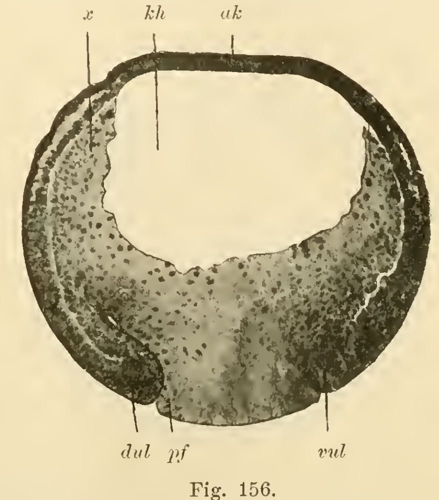


Fig. 156.

Fig. 155. Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca, welches bald nach der Befruchtung zwischen zwei horizontal gelagerten Glasplatten gepresst wurde. Beginn der Gastrulation. (Nach O. HERTWIG.)
gr Gastrularinne, *x* in die Furchungshöhle vorgeschobener Keil von Dotterzellen.

Fig. 156. Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca. (Nach O. HERTWIG.)
kh Furchungshöhle, *x* der Decke entlang sich emporschiebender Keil von Dotterzellen, *dul* anterodorsale Urmundlippe, *vul* posteroventrale Urmundlippe, *pf* Dotterpfropf, *ak* Ectoderm.

können wir nun das äussere als Ectoderm, das innere als Entoderm in Anspruch nehmen. Dies letztere liefert später das dorsale Dach der Urdarmeinstülpung (vgl. Fig. 157). Die Urdarmhöhle ist noch immer ganz schmal und spaltförmig. Wenn sie sich erweitert, was nun bald eintritt (Fig. 157), so wird das epitheliale Dach des Urdarms von der Macromerenmasse, welche den Boden des Urdarms bildet, abgedrängt. Gleichzeitig wird auch die Furchungshöhle mehr und mehr in die Richtung nach der posteroventralen Seite verdrängt. An Fig. 156 erkennen wir auch, dass der oben erwähnte Zellkeil, welcher in Folge des Einstülpungsvorganges in die Furchungshöhle vorgedrängt wurde (bei *x*), mächtiger geworden ist und dass ihm an der gegenüberliegenden Seite, wo die Bildung der posteroventralen Urmundlippe durch Entstehung einer noch ganz seichten Einbuchtung kennt-

lich geworden ist (bei *vul*), ein ähnlicher Zellkeil ins Innere sich vorschiebt. Diese beiden an der Zeichnung der Fig. 156 einander gegenüberstehenden Zellkeile sind nur der Ausdruck eines Vorwucherungsprocesses, welcher entsprechend der gesammten Gastrularinne stattfindet. Wir werden sonach uns vorstellen müssen, dass ein ringförmiger Zellwall in die Furchungshöhle vordringt.

Die Gastrulation der Amphibien steht zwischen echter Einstülpung und einer soliden Zelleinwucherung in der Mitte. Die stattfindende Erweiterung der Urdarmhöhle muss man sich in der Weise vor sich gehend denken, dass die Zellen der soliden Einwucherung, welche durch den erwähnten Zellkeil repräsentirt ist, nach zwei Richtungen auseinander gedrängt werden. Ein Theil rückt gegen die Dorsalseite des Embryos, wo er sich epithelial zur Bildung des Daches der Urdarmhöhle anordnet. Der andere Theil wird nach der Ventralseite verdrängt und bleibt im Zusammenhange mit dem sogenannten Dotterpfropf. Manche Autoren betrachten daher die Gastrulation der Amphibien weniger unter dem Bilde einer Einstülpung, als vielmehr als einen Abspaltungs- (Delaminations-) Process im Bereiche der entodermalen Zellmasse (Brachet). Doch ist durch directe Beobachtung eine Zellbewegung im Sinne einer Einstülpung, ein Hineinrücken der anfangs aussen gelegenen Zellen über den Urmundrand in die innere Zellschicht sichergestellt.

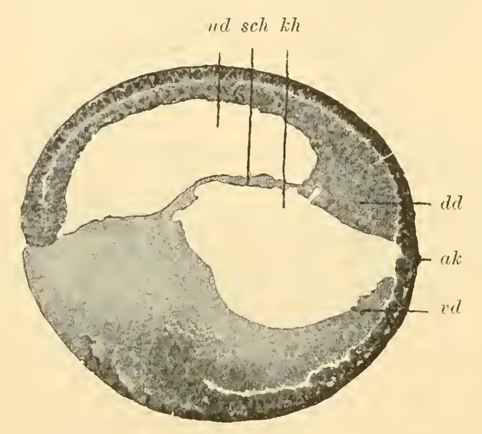


Fig. 157. Medianschnitt durch eine Gastrula des Frosches. (Nach O. Hertwig.) *ud* Urdarmhöhle, *kh* Furchungshöhle, *dd* anterodorsaler Dotterzellenkeil, *ak* Ectoderm.

Ueber die späteren Schicksale der Furchungshöhle hier nur kurz Folgendes. Sie wird durch die Ausbildung des erwähnten Zellkeiles (ringförmige Einwucherung) allmählich verdrängt. Diese beiden Zellkeile erscheinen in der Fig. 157 bereits mächtig entwickelt. Von ihnen ist der dorsale (*dd*) durch die inzwischen erfolgte Erweiterung der Urdarmhöhle nun bereits zum Theile ausgehöhlt. Es resultirt hieraus, dass zwischen der Urdarmhöhle und der Furchungshöhle nun nur noch eine ganz schmale Zelllamelle (*sch* in Fig. 157) übrig bleibt. Diese Lamelle soll in manchen Fällen durchreissen, so dass der Rest der Furchungshöhle schliesslich zur Vergrösserung der Urdarmhöhle beiträgt (O. Schultze). In anderen, vielleicht häufigeren Fällen scheint die Furchungshöhle einfach durch die Vergrösserung der erwähnten Zellkeile verdrängt zu werden.

Zum Schluss noch einige Worte über die Orientirung der Stadien und die hier verwendete Bezeichnungsweise der Richtungen des Froschembryos. Dieselben entsprechen durchaus den oben für die Darstellung der Amphioxus-Furchung in Anwendung gebrachten (p. 27 u. ff., vgl. auch die Anmerkung auf p. 246). Die primäre Eiaxe (oder Furchungsaxe) des Froscheies nimmt der späteren Körperlängsaxe gegenüber eine schräge Lage ein, derart, dass der vegetative

Pol einem dorsal nach hinten gerückten Punkte entspricht, während der animale Pol ventralwärts vorne liegt. Dementsprechend bezeichnen wir diejenige Hälfte des Eies, in welcher die „dorsale" Urmundlippe zur Entwicklung kommt, als anterodorsale Seite (in Fig. 158 *A* und *B* theilweise durch dunklere Abtönung gekennzeichnet), die gegenüberliegende als die posteroventrale. Die dorsale (anterodorsale) Urmundlippe bewegt sich bei ihrem Vorwachsen in der Richtung von

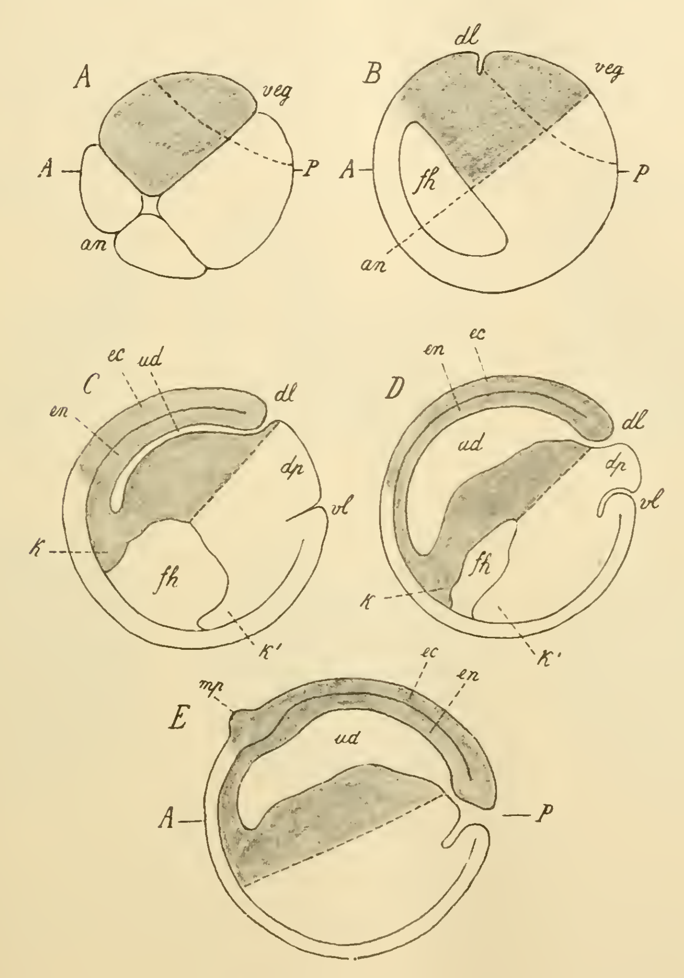


Fig. 158. Schemata der Materialverschiebungen während der aufeinanderfolgenden Stadien der Gastrulation des Froscheies. Im Durchschnitt. Im Anschlusse an KOPSCH. Die entsprechenden Materialportionen sind durch gleiche Tönung gekennzeichnet.

A Stadium 8, *B* Blastula mit beginnender Bildung der Sichelrinne (in *A* und *B* stellt die punktirte Bogenlinie die Grenze des hellen Feldes dar), *C* beginnende Ausbildung der posteroventralen Urmundlippe *vl*, *D* und *E* spätere Stadien der Gastrulation, *E* mit bereits entwickelter Medullarplatte, deren Vorderrand in *mp* kenntlich ist.

an animaler Pol, *dl* anterodorsale Urmundlippe, *dp* Dotterpfropf, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *fh* Furchungshöhle, *K* Zellenkeil der anterodorsalen Hälfte. *K'* Zellenkeil der posteroventralen Hälfte, *mp* Vorderrand der Medullarplatte (sogenannter querer Hirnwulst), *ud* Urdarmhöhle, *veg* vegetativer Pol, *vl* posteroventrale Urmundlippe, *A* Vorderende, *P* Hinterende der Körperlängsaxe.

vorne nach hinten. Schliesslich findet sich der völlig verengte Blastoporus ganz hinten an der Grenze von Dorsal- und Ventralseite (Fig. 158*E*). Die posteroventrale Urmundlippe hat zur Verengerung des Blastoporus durch ihr Vorwachsen nur wenig beigetragen.

Gegenüber dieser durch die Figuren 158 *A*—*F* gekennzeichneten theoretischen oder schematischen Orientirung nimmt das lebende Froschei zum Theil eine andere, durch die Gewichtsverhältnisse der Dottersubstanzen bedingte Aufstellung ein. Da es innerhalb der gequollenen Eihüllen zu rotiren vermag, so stellt es sich stets derart, dass der Mittelpunkt der specifisch schweren Nahrungsdottermasse möglichst weit nach unten verlagert wird. Dementsprechend stehen zwar die späteren Entwicklungsstadien so, wie es unsere Fig. 158 *E* andeutet: die Dorsalseite

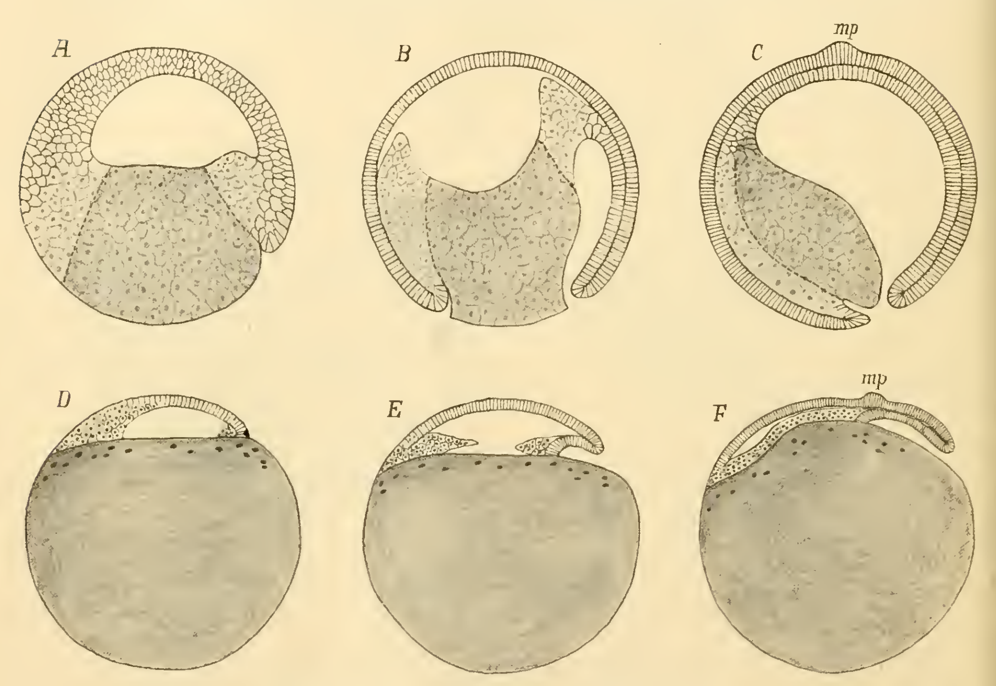


Fig. 159. Schemata zum Vergleiche der Vorgänge der Gastrulation bei den Amphibien und bei den Selachiern. *A*—*C* drei Stadien der Gastrulation am Froschei, vgl. Fig. 158. Die centrale Macromerenpartie, welche nach unserer Auffassung der Dotterkugel der Selachier entspricht, ist dunkler getönt und durch punktirte Linien gegen die übrigen Theile des Keimes abgegrenzt. *D*—*F* die entsprechenden Stadien des Selachierkeimes. *mp* in Fig. *C* und *F* bezeichnet den vorderen Rand der Medullarplatte (sog. querer Hirnwulst der Amphibienembryonen).

des Embryos, welche die Urdarmhöhle in sich birgt, nach oben, die Ventralseite mit ihrer mächtigen Dottermasse nach unten gerichtet. Die Furchungs- und Blastulastadien dagegen stellen sich in der Regel mit dem animalen Pol nach oben und dem vegetativen nach unten auf. Die primäre Eiaxe nimmt dann eine verticale oder etwas schräge Lage ein (vgl. Allgem. Th., I. Absch., p. 12 u. p. 199). Es ergibt sich hieraus, dass der Froschembryo während der Gastrulation in Folge der Entwicklung eines neuen Hohlraumes (der Urdarmhöhle) um eine von rechts nach links verlaufende transversale Axe um mehr als 90° rotirt.

Wenn wir nach diesen — als Einleitung gedachten — Bemerkungen über die Gastrulation des Amphibieneies zu einer Betrachtung der Keimblätterbildung der Selachier übergehen, so erinnern wir uns der Tatsache, dass hier die Furchung eine discoidale ist und mit einer mehrschichtigen Discoblastula abschliesst. Wie die letztere auf das Blastulastadium der Amphibien zu beziehen ist, mag durch die schematischen Figuren 159 *A* und *D* angedeutet werden. Wir müssen annehmen, dass ein Theil der Macromerenmasse des Froscheies bei den Selachiern durch die ungefurchte Dotterkugel repräsentirt wird, in welcher sich nahe der Keimscheibe in einer Schicht feinkörniger Dottersubstanz zerstreute Kerne vorfinden (*dk* in Fig. 160, *k* in Fig. 161), welche — wie es scheint — an der Entwicklung weiter keinen Antheil nehmen. Wir können diese kernhaltige Dotterschicht (*p* in Fig. 161) jener Schicht gleichsetzen, welche wir bei den Teleostiern als Dottersyncytium oder Periblast bezeichnet haben (vgl. oben p. 148). Die Kerne sollen hier einfach als Dotterkerne benannt werden. Sie scheinen verschiedenen Ursprungs zu sein. Da bei den Selachiern physiologische Polyspermie vorkommt, ist ein Theil dieser Kerne jedenfalls auf umgewandelte Neben-Spermakerne zu beziehen; ein anderer Theil stammt von peripheren Furchungszellen, und diese Partie würde als Periblastkerne im engeren Sinne zu bezeichnen sein. Sie lassen sich den Blastoconen der Cephalopoden vergleichen. Es sind Theile von Blastomeren, welche bei der Furchung von der gemeinsamen Dottermasse nicht abgetrennt wurden. Ferner ist zu beachten, dass bei älteren Embryonen einzelne Zellen aus dem subblastocölen Entoderm (Dotterentoderm) in die Dotterschicht einwandern, wodurch die Zahl der Dotterkerne weiter vermehrt wird. Die ihrer Genese nach verschiedenen Dotterkerne lassen sich aber von einander nicht unterscheiden. Jedenfalls ist ein Theil dieser Kerne (die echten Periblastkerne) den Kernen der Macromeren des Amphibieneies gleichzusetzen.

Wir werden annehmen müssen, dass die ungefurchte Dotterkugel des Selachier-Eies nicht der ganzen Macromerenmasse des Amphibienembryos gleichzusetzen ist, sondern nur gewissermassen deren centrale Partie repräsentirt, welche wir in unseren Schemen durch eine punktirte Linie abgegrenzt und durch dunklere Tönung kenntlich gemacht haben (Fig. 159 *A*—*C*). Die Zellen der Uebergangszone oder Randschicht, welche bei der Gastrulation der Amphibien später die mehrfach erwähnten Keile liefert, sind bei den Selachiern noch in der Schicht der abgefurchten Zellen der Keimscheibe zu suchen.

Im Speciellen stellt sich uns das Blastulastadium der Selachier unter folgendem Bilde dar (Fig. 160). Die Zellmasse der Keimscheibe bildet einen vielschichtigen Zellcomplex, welcher gewissermassen in ein Grübchen an der Oberfläche der Dottermasse eingesenkt ist. Die Zellen haben zunächst noch nicht den Character von Epithelzellen. Sie sind noch indifferente „Rundzellen“. Zwischen der Zellmasse der Keimscheibe und der Oberfläche des Dottergrübchens (welche durch die erwähnte Periblastschicht begrenzt wird) dehnt sich ein Hohlraum aus, der als Keimhöhle bezeichnet wird und den wir als Furchungshöhle in Anspruch nehmen können (Fig. 160 *B*). Diese Höhle dehnt sich unter der Zellmasse der Keimscheibe nicht gleichmässig aus. Man erkennt an Medianschnitten, dass sie mit ihrer mächtigsten Ausdehnung nach der einen Seite verschoben ist (in

Fig. 160 nach rechts). Diese Seite der Keimscheibe entspricht dem späteren Hinterrande des Embryos. Eine ähnliche Excentricität in der Lage der Furchungshöhle haben wir auch am Amphibienembryo bemerkt (Fig. 153 und Fig. 159 *A*).

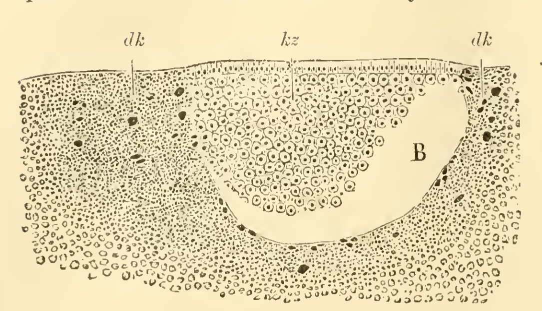


Fig. 160. Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus. (Nach RÜCKERT, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

B Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Blastodermzellen.

Die ersten Veränderungen an der Keimscheibe der Selachier sind darin gegeben, dass sie flacher wird und sich mehr ausbreitet und dass die Zellen ihrer oberflächlichsten Schicht sich zu einer Epithelschicht zusammenzuschliessen beginnen (Fig. 161 u. 162). Die erste Ausbildung dieses oberflächlichen Epithellagers erfolgt an der Stelle, an welcher die Furchungshöhle am weitesten nach oben reicht, also in der Nähe des hinteren Randes der Keimscheibe, wo die Zellschicht (das sogenannte Blastoderm) am dünnsten ist. Von dort aus schreitet die Ausbildung der oberflächlichen Epithelschicht über die ganze Oberfläche der Keimscheibe fort.

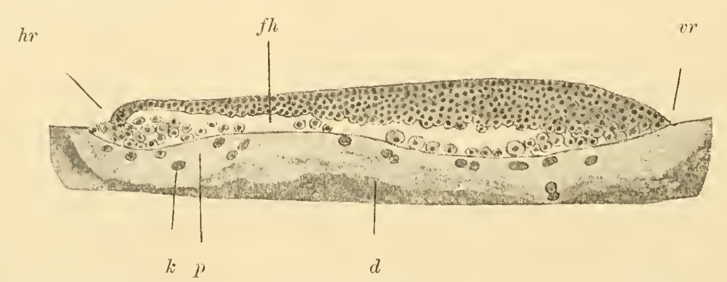


Fig. 161. Medianschnitt durch ein Blastulastadium des Zitterrochens (Torpedo ocellata), mit beginnender Gastrulation. (Nach H. E. ZIEGLER.)

d Dotter, *fh* Furchungshöhle, *hr* Hinterrand der Keimscheibe mit beginnender Einstülpung, *k* Dotterkerne, *p* Periblast, *vr* Vorderrand der Keimscheibe.

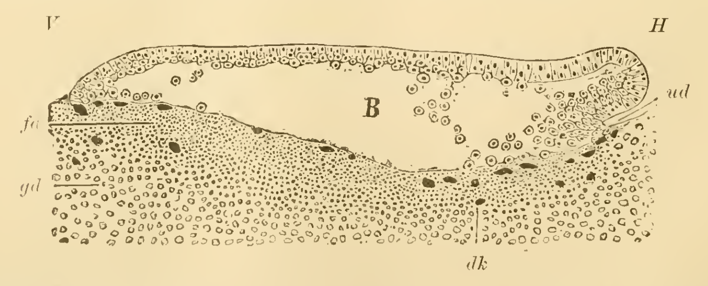


Fig. 162. Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus mit beginnender Gastrulaeinstülpung. (Nach RÜCKERT, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

B Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *ud* Urdarm, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimscheibe.

Gleichzeitig beginnt sich der Hinterrand der Keimscheibe nach innen und unten umzuschlagen und damit setzt der Process der Gastrulation ein (Fig. 161 bei *hr*, Fig. 162 *ud*). Die so entstandene Gastralhöhle liegt also zwischen der eingestülpten Schicht (Entoderm) und der Oberfläche der Periblastschicht (Fig. 163 *g*).

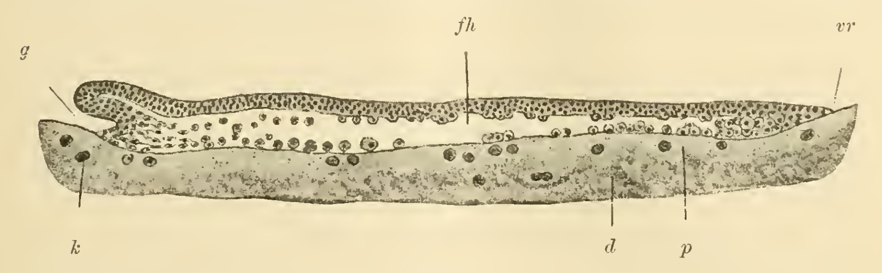


Fig. 163. Medianschnitt einer Keimscheibe von Torpedo ocellata mit beginnender Gastrulation. (Nach H. E. ZIEGLER.)

d Dotter, *fh* Furchungshöhle, *g* Gastrulaeinstülpung am hinteren Keimscheibenrande, *k* Dotterkerne, *p* Periblast, *vr* vorderer Keimscheibenrand.

Wir müssen nun das Schicksal jener Zellen der Keimscheibe (Blastodermzellen) ins Auge fassen, welche in die oben erwähnte Epithelschicht zunächst noch nicht aufgenommen werden. Es sind dies sogenannte Rundzellen. Ein Theil derselben legt sich an die innere Fläche der Epithelschicht an und nimmt wohl an der Ausbildung dieses Epithels theil, indem sich die Zellen später zwischen die Epithelzellen eindrängen und selbst zu Epithelzellen werden (Fig. 162). Ein anderer Theil dieser Rundzellen sammelt sich immer mehr an den Rändern der Keimscheibe an (Fig. 163) und bildet dort eine innere wulstförmige Verdickung der Keimscheibe. Der Bau der Keimscheibe ist nun ungefähr folgender: sie besteht aus einem oberflächlichen Epithel, welches an der hinteren Seite nach innen umgeschlagen ist, ferner aus einer unter dem Epithel gelegenen und den ganzen Rand des letzteren begleitenden Ansammlung von Rundzellen. Wie Medianschnitte zeigen, findet sich diese Ansammlung von Rundzellen vorne direct unter dem Keimscheibenrande (*vr* in Fig. 163), während sie hinten sich an den nach innen umgeschlagenen, also entodermalen Theil des Epithels anschliesst. Diese Rundzellenschicht, welche anfangs also randständig ist, breitet sich nun allmählich über die Dotteroberfläche unter der Keimscheibe aus (Fig. 164), indem sie von allen Seiten wie eine Iris sich zusammenzieht und so eine zweite untere Schicht der Keimscheibe liefert, welche wir als das

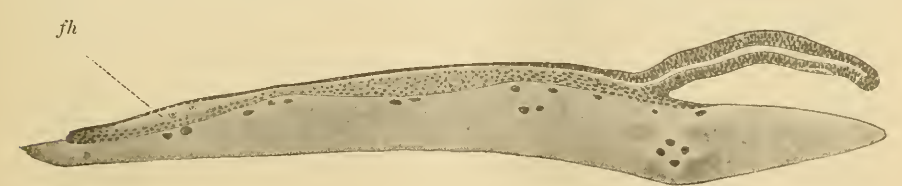


Fig. 164. Medianschnitt durch ein Gastrulastadium von Torpedo ocellata im Stadium der Fig. 165. (Nach H. E. ZIEGLER.)

Rechts der hintere Keimscheibenrand mit der Gastrulaeinstülpung, links nahe dem Vorderrande der Rest der Furchungshöhle *fh*. Unter derselben das subblastocöle Entoderm. Im Periblast zahlreiche Kerne.

subblastocöle Entoderm bezeichnen. Wir können die Bildung des subblastocölen Entoderms als einen vom Rande der Keimscheibe und vom Rande der eingestülpten epithelialen Entodermschicht ausgehenden Einwucherungsprocess bezeichnen. Derselbe ist der Bildung der sogenannten Keile in der Amphibiengastrula zu vergleichen (Fig. 159 *B* u. *E*).

Wir wenden uns nun zur genaueren Betrachtung der Einstülpungshöhle, die durch den epithelialen Umschlag am hinteren Rande der Keimscheibe gebildet wurde. Durch sie wird daselbst der Rand der Keimscheibe rinnenförmig ausgehöhlt. Ursprünglich handelt es sich um eine sichelförmige oder halbmondförmige Rinne am Hinterrande der Keimscheibe, welche man der Sichelrinne des Amphibienkeimes (Fig. 154 *A*) gleichsetzen kann. Wenn die erste Anlage des Embryos als sogenannter Embryonalschild kenntlich wird (Fig. 165), so bildet die gastrale Einstülpung hier eine besonders tiefe unter demselben sich erstreckende Bucht, in welcher wir die Anlage des eigentlichen Darmes des Embryos erblicken, sie steht mit der

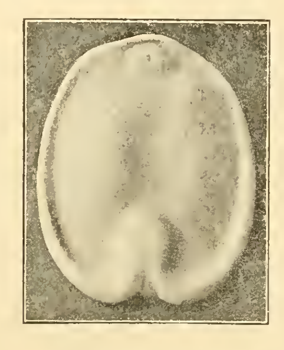


Fig. 165.



Fig. 166.

Fig. 165. Keimscheibe von Torpedo im Stadium *B*. (Nach H. E. Ziegler.) Ringsum der Randwulst, hinten der Embryonalschild, vorn (in der Zeichnung oben) als Knopf der Rest der Furchungshöhle.

Fig. 166. Keimscheibe von Torpedo im Stadium *C*. (Nach H. E. Ziegler.) Aussen der Randwulst mit beginnender Blutinselbildung, vorne der Rest der Furchungshöhle, hinten der Embryonalschild.

sichelförmigen Rinne am Hinterrande in continuirlichem Zusammenhang. Letztere vergrössert sich, indem nun auch die Seitenränder der Keimscheibe von hinten nach vorne zu rinnenförmig unterwühlt werden. Man könnte richtiger sagen, dass der Umschlagsprocess oder Einstülpungsprocess, welcher zur Bildung der Sichelrinne führte, sich von hinten auf die seitlichen Partien des Keimscheibenrandes fortsetzt. Die Gastrulaeinstülpung der Selachier besteht sonach in diesen Stadien aus zwei mit einander zusammenhängenden Partien, von denen wir die unter dem Embryonalschild sich hinziehende Bucht mit Ziegler als axiale Gastralhöhle, die am Rande entwickelte Sichelrinne als periphere Gastralhöhle bezeichnen (Fig. 167, *g* u. *pp*).

Das gesammte primäre Entoderm der Discogastrula der Selachier besteht nun aus folgenden Theilen: 1) der epithelialen Auskleidung der axialen Gastralhöhle, 2) der epithelialen Auskleidung der peri-

pheren Gastralhöhle und 3) aus dem subblastocölen Entoderm. Letztere Schicht besitzt anfangs noch nicht eigentlich epithelialen Character. Ihre Zellen liegen mehr gelockert und erinnern an ein Mesenchym. Diese Lage liefert später ein einschichtiges Epithel, welches die Dotterkugel umhüllt und als Dotterepithel bezeichnet wird.

Die Furchungshöhle wird bei der Ausbildung des subblastocölen Entoderms nicht vollständig verdrängt. Es erhält sich von ihr noch ziemlich lange ein kleiner Rest in der vorderen Partie der Keimscheibe, welcher an der Oberfläche eine buckel- oder knopfförmige Vorragung verursacht (Fig. 164—167).

Das Entoderm der Selachier entsteht sonach durch einen Einstülpungsprocess am hinteren Rande der Keimscheibe und durch einen vom ganzen Keimscheibenrande ausgehenden soliden Einwucherungsprocess, welcher das subblastocöle Entoderm liefert. Es handelt sich hier um die Bildung des primären Entoderms. Die nun bald einsetzenden Processe der Mesodermbildung sollen im Folgenden an anderer Stelle behandelt werden. Wir müssten sonach, streng genommen, den ganzen Keimscheibenrand als Blastoporus bezeichnen. Es besteht allerdings bei manchen Autoren eine gewisse Neigung, den vorderen Theil des Keimscheibenrandes, an welchem ein Umschlag nicht zu bemerken ist, nicht zum Blastoporus hinzuzurechnen, sondern nur als „Umwachsungsrand“ zu bezeichnen. Diese Scheidung in eigentlichen Blastoporus und Umwachsungsrand ist bei den Amnioten, bei welchen beide Bildungen von einander getrennt sind, bekanntlich strenger durchgeführt. Ob man bei den Selachiern den ganzen Rand der Keimscheibe als Blastoporus betrachtet oder nur jenen hinteren Abschnitt, in welchem durch Umschlag ein epithelial entwickeltes Entoderm zur Ausbildung kommt, hängt davon ab, ob man zum Begriffe eines Keimblattes die epitheliale Zusammenordnung seiner Zellen für nöthig erachtet. Die Erfahrungen an vielen Wirbellosen zeigen, dass das primäre Entoderm in gewissen Stadien seiner Entwicklung mesenchymatischen Character besitzen kann. Wenn wir sonach das subblastocöle Entoderm der Selachier, trotzdem es nicht epithelialer Natur ist, als einen Theil des primären Entoderms anerkennen, so werden wir jenen Einwucherungsprocess am Vorderrande der Keimscheibe, welcher zur Bildung dieser Schicht führt, zur Gastrulation hinzurechnen dürfen und sonach den ganzen Rand der Keimscheibe als Blastoporus betrachten. Unsere Auffassung nähert sich sonach jener älteren Anschauung, welche Haeckel zur Aufstellung seines Schemas der Discogastrula veranlasste.

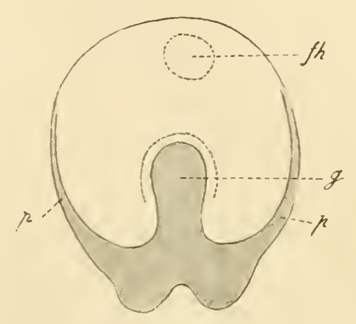


Fig. 167. Schematischer Grundriss der vorstehenden Figur, die Ausdehnung der Gastralhöhle zeigend, welche durch Tönung gekennzeichnet ist. (Nach H. E. Ziegler.)
fh Rest der Furchungshöhle, *g* axiale Gastralhöhle, *pp* periphere Gastralhöhle.

Wir haben die vorstehende Schilderung der Vorgänge bei den Vertebraten, welche nur der Vollständigkeit halber hier aufgenommen wurde, hauptsächlich im Anschluss an die Darstellungen O. Hertwig's und H. E. Ziegler's entworfen, wenngleich uns die

betreffenden Objecte zum Theil auch durch eigene Anschauung bekannt sind. Von einer Bezugnahme auf die umfangreiche Litteratur des Gebietes glaubten wir hier absehen zu dürfen und sei diesbezüglich auf die Lehr- und Handbücher der eben erwähnten Autoren verwiesen.

11. Die Schicksale des Blastoporus.

Die Veränderungen, welche der Blastoporus im Laufe der weiteren Entwicklung der Gastrulastadien resp. der an diese sich anschliessenden Stadien erleidet, sind zum Theil Veränderungen der Gestalt, zum Theil Veränderungen der Lage. Als wichtig sind ferner ins Auge zu fassen: die Verhältnisse des Blastoporusrestes (oder nach vollständigem Verschluss des Blastoporus: dieser Verschlussstelle) zu später auftretenden Bildungen des Embryos, wie Mund, After etc.

Der Blastoporus erfährt am Schlusse der Gastrulation stets eine beträchtliche Verengerung, welche in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zu einem vollständigen Verschlusse dieser Oeffnung führt. Es wird dann der Urdarm, wenn er durch Invagination gebildet wurde, zu einem geschlossenen Säckchen. In jenen Fällen, in denen die Entodermanlage — wie etwa bei Epibolie — von vornherein eines Lumens entbehrt, stellt sie sodann einen vom Ectoderm abgesonderten, im Inneren des Embryos gelegenen Zellklumpen dar. Ueber die Ursachen, welche in den meisten Fällen der Entwicklung zu einem vollständigen Verschluss des Urmundes führen, sind wir nichts Bestimmtes auszusagen in der Lage. Sie müssen wohl irgendwie in der Oeconomie der Entwicklungsvorgänge zu suchen sein. Wir sind geneigt, jene Fälle, in denen der Urmund sich dauernd als Schlundpforte oder als After erhält, als die ursprünglicheren zu betrachten. Denn es ist nicht vorzustellen, wie irgend eine Form, bei welcher der Darm in keiner Communication mit dem umgebenden Medium stand, lebensfähig sein konnte.

Im Uebrigen messen wir der Frage, ob und bei welchen Formen sich der Urmund als durchgängige Oeffnung erhält, oder ob er vollständig verschlossen wird, während nachträglich durch secundären Durchbruch an derselben Stelle die Durchgängigkeit des Darmes wieder hergestellt wird, keine allzu grosse Bedeutung bei. Die Verhältnisse schwanken diesbezüglich oft bei nahe verwandten Formen. Der Urmund scheint als Schlundpforte bei einigen Actinien erhalten zu bleiben, so bei Cerianthus und bei Urticina. Ferner soll er nach Hein bei Aurelia erhalten bleiben. Dagegen wurde die Angabe Kowalevsky's, dass das Prostoma bei Pelagia sich erhalte, von Goette als irrthümlich zurückgewiesen. Es erhält sich der Urmund ferner als Schlundpforte bei den Nemertinen und bei Phoronis, bei den meisten Oligochäten, sowie bei manchen Polychäten (Eupomatus) und Mollusken. Bei den meisten Echinodermen bleibt der Urmund als After erhalten. Eine Ausnahme macht hier Comatula, bei welcher Form ein Verschluss des Blastoporus (wie auch bei Balanoglossus) eintritt.

Wenn wir die Frage nach der Art des Urmundverschlusses ins Auge fassen, so werden wir bereits dazu geführt, die Lagebeziehungen des Urmundes, seine Relation zu den Axen und Richtungen des Körpers ins Auge zu fassen. Der Urmundverschluss kann concentrisch oder excentrisch vor sich gehen. Ein concentrischer Verschluss des Blasto-

porus, durch gleichmässiges Vorrücken aller seiner Ränder verursacht, kann natürlich nur bei Formen vorkommen, bei denen der Urmundrest schliesslich genau dem vegetativen Pole entspricht, bei denen sonach die primäre Eiaxe mit der späteren Körperlängsaxe zusammenfällt. Dies ist bei den Cölenteraten der Fall, welche in diesem Sinne von HATSCHEK als Protaxonia bezeichnet wurden. Bei den Cnidaria entspricht der Blastoporus resp. die Stelle seines erfolgten Verschlusses dem beim Schwimmen nach hinten gerichteten Ende der Planulalarve und an dieser Stelle wird später der definitive Mund gebildet. Der Blastoporus entspricht bei den Hydroiden direct der Stelle des definitiven Mundes, während er bei jenen Cnidariern, denen ein ectodermales Schlundrohr zukommt (wie bei den Anthozoen) an jener Stelle zu suchen ist, an welcher das Schlundrohr in den Mitteldarm übergeht, also am inneren Ende des Schlundes (Schlundpforte HATSCHEK). Bei den Ctenophoren entspricht der Blastoporus der Uebergangsstelle vom Magen in den Trichter.

Bei Hydra soll nach den übereinstimmenden Angaben von KLEINENBERG und BRAUER (F. 1891) der definitive Mund seiner Lage nach dem animalen Eipole entsprechen — eine schwer verständliche Ausnahme unter den Cnidariern.

Den Verhältnissen der Protaxonia schliesst sich auch Balanoglossus an. Hier entspricht die Stelle des allseitig concentrisch sich schliessenden Urmundes dem späteren Hinterende des Körpers, an welcher der After zum Durchbruch kommt. Die Vorgänge bei der Entwicklung der Chätognathen (Sagitta) sind uns nicht ganz klar geworden. Hier scheint das Stomodaeum durch Einstülpung am animalen Pole (oder doch in der Nähe dieses Poles) gebildet zu werden, während die Stelle des erfolgten Urmundverschlusses dem vegetativen Pole entspricht. Es wäre noch einer weiteren Untersuchung anheimgegeben, ob diese Stelle bei den späteren Entwicklungsvorgängen, welche zur Ausbildung der Schwanzregion hinüberführen, eine Verlagerung erleidet derart, dass dann (ähnlich wie bei den Chordaten) die definitive Afteröffnung mit der Stelle des erfolgten Urmundverschlusses zusammenfällt. Auch die neueren Untersuchungen von DONCASTER (F. 1902) haben bezüglich dieses Punktes keine vollständige Klarstellung gebracht, wenngleich aus seinen Mitteilungen Andeutungen bezüglich einer späteren ventralen Verlagerung des Blastoporus zu ersehen sind.

Bei den Echinodermen geht — wie oben erwähnt — aus dem Blastoporus ausschliesslich die Afteröffnung hervor. Auch hier wird durch secundäre Wachsthumsdifferenzen die Analöffnung bei der Ausbildung der Larvenform nach der Ventralseite verlagert.

Auch bei den Chordaten geht aus der Verschlussstelle des Blastoporusrestes schliesslich die Afteröffnung hervor. Hier wird durch das Auswachsen der Schwanzregion der ursprünglich dorsal gelegene Blastoporusrest secundär nach der Ventralseite verlagert. Bezüglich dieser Verhältnisse haben besonders die von F. ZIEGLER mitgeteilten Oberflächenbilder von Froschembryonen klärend gewirkt. Es muss erwähnt werden, dass bei der median erfolgenden Verwachsung der beiden Schwanzknospen der zwischen ihnen gelegene spaltförmige Blastoporusrest biscuitförmig eingeschnürt wird, so dass schliesslich zwei kleine Oeffnungen übrig bleiben, von denen die ventral gelegene zum

After, die dorsale zum Neurointestinalcanal wird. Es geht sonach bei den Chordaten nicht bloss der After, sondern auch der postanale Darmabschnitt und der ganze Neurointestinalcanal aus dem Blastoporusrest hervor.

Die hier nur flüchtig berührten Vorgänge des Verschlusses des letzten Blastoporusrestes bei den Amphibien deuten darauf hin, dass bei den Chordaten der Verschluss des Urmundes durch Ausbildung einer medianen Verwachsungsnaht (Gastrularaphe) erfolgt. Wir werden in einem späteren, der Amphioxus- und Ascidienentwicklung gewidmeten Capitel auseinandersetzen, dass und warum wir dieser Ansicht sind, welche — von Hatschek für Amphioxus begründet — später in der sogenannten Concrescenz- oder Urmundtheorie fortlebte. Der Blastoporus der Chordaten gehört ursprünglich der Dorsalseite des Embryos an. Seine dem Verschluss vorhergehende Verengerung erfolgt — wie man bei Amphioxus, den Asciden und den Amphibien sehen kann — derart, dass die sich verengernde Oeffnung immer ungefähr kreisförmige Gestalt (Fig. 168 *A*)

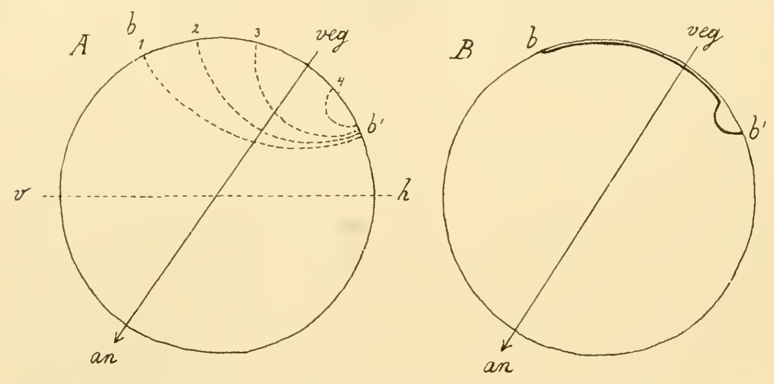


Fig. 168. Schematische Darstellung des Urmundverschlusses bei holoblastischen Chordaten (Amphioxus, Amphibien etc.).

A Die punktirten Linien kennzeichnen die Ausdehnung des Urmundes in vier aufeinanderfolgenden Stadien (*1, 2, 3, 4*). *B* Schema der supponirten Bildung einer dorsomedianen Gastrularaphe.

an animaler Pol, *b* anterodorsale Urmundlippe, *b'* posteroventrale Urmundlippe, *h* hinten, *v* vorn, *veg* vegetativer Pol. Man vergleiche oben Fig. 154 p. 248 und Fig. 158 p. 251.

beibehält (nur in den letzten Stadien wird sie bei den Amphibien, wie erwähnt, spaltförmig). Der Urmundverschluss erfolgt also hier practisch oder thatsächlich so, wie wenn eine Iris sich allmählich contrahirte. Aber diese Contraction ist eine excentrische. Sie erfolgt so, wie wenn der Irisrand an einer ganz bestimmten Stelle, nämlich ganz hinten (Fig. 168 bei *b'*) (posteroventrale Urmundlippe, ventrale Urmundlippe der Autoren), durch eine Synechie festgehalten wäre. An dieser excentrisch erfolgenden, kreisförmigen Verengerung des Blastoporus ist die vordere (dorsale Urmundlippe der Autoren, richtiger anterodorsale) Urmundlippe (Fig. 168 *b*) durch starkes Vorwachsen betheiligt. Es betheiligen sich daran auch die beiden seitlichen Urmundlippen, während die hintere Urmundlippe (die ventrale, richtiger posteroventrale Urmundlippe) mehr oder weniger stationär bleibt. Die bei diesem hier characterisirten Urmundverschluss vor sich gehenden

Materialverschiebungen sind jedoch derartige, wie wenn sich der Blastoporus längs einer dorsomedian gelegenen Gastrularaphe durch Verwachsung seiner seitlichen Ränder verschliessen würde (Fig. 168 *B*). Für diese letztere hier theoretisch supponirte Art des Urmundverschlusses sprechen auch die Beobachtungen O. HERTWIG's über künstlich erzeugte Asyntaxia medullaris (Spina bifida) an Amphibienembryonen, welche man allerdings — aber nach unserer Ansicht mit weniger Berechtigung — auch in anderem Sinne zu deuten versucht hat. Eine ähnliche, in das gleiche Gebiet der Erscheinungen gehörige Abnormität hat neuerdings LEGROS auch für Amphioxus beschrieben.

Fassen wir unsere Ansichten über die Art des Urmundverschlusses bei den Chordaten kurz zusammen, so können wir sagen: der Urmund der Chordaten gehört ursprünglich der Dorsalseite an. Er verschliesst sich von vorn nach hinten längs einer dorsomedianen Verwachsungsnaht. Sein letzter Rest liefert den Neurointestinalcanal und den After.

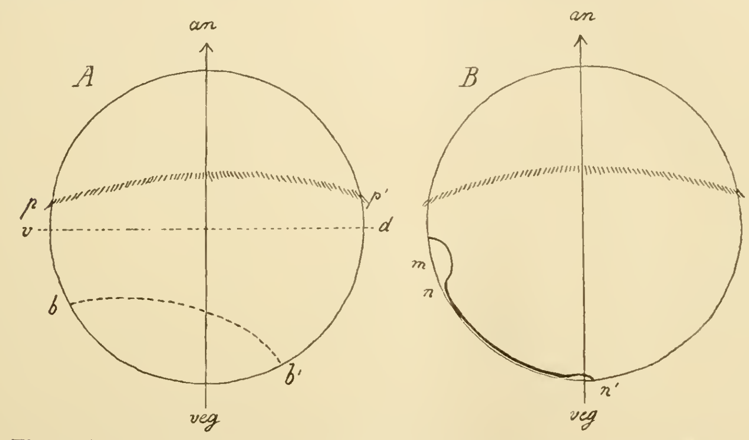


Fig. 169. Schemata des Urmundverschlusses bei Anneliden und Mollusken. *A* mit weitem Urmund *b b'*, *B* mit grösstentheils durch Ausbildung einer ventralen Gastrularaphe *n n'* verschlossenem Urmund. *an* animaler Pol, *b* ventrale Urmundlippe, *b'* dorsale Urmundlippe, *d* dorsal, *m* Stelle des Mundes, *n* vorderes Ende, *n'* hinteres Ende der Gastrularaphe, *p p'* Prototroch, *v* ventral, *veg* vegetativer Pol.
Man vergleiche Fig. 52 p. 88 und Fig. 54 p. 91.

Wir haben hier eine Reihe von Formen kennen gelernt, bei denen der Urmund keinerlei Beziehungen zur definitiven Mundöffnung erkennen lässt. Dagegen sind immer Beziehungen zur Afteröffnung vorhanden. Es sind dies: die Enteropneusten, die Chätognathen, die Echinodermen und die Chordaten. Diese Gruppen wurden neuerdings auf Grund des erwähnten Verhaltens von GROBBEN als Deuterostomia zusammengefasst.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in einer zweiten grossen Reihe von thierischen Formen, welche sich um die Abtheilungen mit Spiraltypus der Furchung herum gruppiren. Wir schildern die Verhältnisse zunächst, wie sie für die Anneliden und Mollusken als typisch erachtet werden können. Hier erleidet der Blastoporus, welcher ursprünglich als eine weite, den vegetativen Pol umgebende Oeffnung angelegt wird (Fig. 169 *A*), im Verlaufe der weiteren Ent-

wicklung eine Verlagerung nach der Ventralseite (Fig. 169 *B*). Diese Verlagerung ist auf ein stärkeres Anwachsen der Rückenpartien des Embryos, speciell jener Theile des Ectoderms, welche zwischen Prototroch und Blastoporus die Dorsalseite einnehmen (entsprechend der Linie *p' b'* in Fig. 169 *A*) zurückzuführen. Es sind dies jene Ectodermpartien, in denen bei den Mollusken die Schalendrüse zur Entwicklung kommt und welche bei den Anneliden von der sattelförmigen somatischen Platte eingenommen sind. Im Wesentlichen handelt es sich um eine stärkere Wachsthumstendenz der dem *D*-Quadranten angehörigen Ectodermpartien, vor allem der Nachkommen des ersten Somatoblasten *2d*, dessen Descendenten ja die somatische Platte liefern.

Der auf diese Weise nach der Ventralseite verlagerte Blastoporus schliesst sich von hinten nach vorn längs einer median verlaufenden Verwachsungsnaht (*n n'* in Fig. 169 *B*). Die eingehendsten und lehrreichsten Beobachtungen über diesen Process sind die von Woltereck (F. 1904) mitgetheilten über Polygordius. Wenn der Verschluss des Blastoporus bereits ziemlich weit gediehen ist, so werden im Bereiche seines am längsten offen bleibenden vorderen Endes (*m* in Fig. 169 *B*) Ectodermzellen (dem dritten und bei vielen Formen auch dem zweiten Quartett angehörig) eingestülpt, wodurch das Stomodaeum und der definitive Mund gebildet wird. Es entspricht sonach jene vorderste Partie des Blastoporus hier der späteren Schlundpforte. Theoretisch aber reicht der ganze Blastoporus resp. die durch seinen Verschluss erzeugte Verwachsungsnaht bei diesen Formen vom Munde längs der ventralen Mittellinie bis zur Afteröffnung. Dass auch die letztere resp. das zur Proctodaeumeinstülpung werdende Analfeld von Ectodermzellen geliefert wird, welche ursprünglich dem Blastoporusrande angehören, geht besonders aus den Beobachtungen von Child (F. 1900) für Arenicola hervor, bei welcher Form die Entstehung des Analfeldes, an welcher sich auch die kleine „Analzelle" $2d^{22}$ betheiligt (Fig. 49, p. 82), genauer geschildert wurde. Letztere gehört aber, wie auch die Zelle $M = 4d$ dem ursprünglich dorsal gelegenen Blastoporusrande an, welcher durch die oben geschilderte Verlagerung des Urmundes später zur hinteren Urmundlippe wird.

Viele Gruppen der Bilaterien erleiden Veränderungen des Blastoporus, welche den hier geschilderten im Wesentlichen durchaus gleichen. Es sind dies die Turbellarien, Nemertinen, Nematoden, Rotiferen, Anneliden und Mollusken (mit Ausnahme der Cephalopoden). Ihnen schliessen sich auch Phoronis und die Brachiopoden an, und man wird auch die Bryozoen (sowohl die Ectoprocten als die Entoprocten) hierher zu rechnen haben. Grobben hat diese ganze Gruppe als Protostomia zusammengefasst.

III. Die Typen der Mesodermbildung.

1. Ueber Mesodermbildung im Allgemeinen.

Was wir als Mesoderm oder mittleres Keimblatt bezeichnen, ist, wie wir bereits oben (p. 181) hervorgehoben haben, keine genetische Einheit. Dieser Ausdruck ist vielmehr nur ein Sammelname für die bei den verschiedenen Metazoengruppen vorkommenden Primäranlagen einer mittleren Körperschicht, aus welcher

sich die meisten der zwischen der Epidermis und dem Mitteldarmepithel gelegenen Organanlagen herausgestalten. Ausgenommen ist die Anlage des Nervensystems, welche dem Ectoderm entstammt, die Anlage der Chorda dorsalis, welche wir dem Entoderm zurechnen, ferner die Anlage verschiedener Darmderivate: der Verdauungsdrüsen des Darms, der Malpighi'schen Gefässe etc. Wir bezeichnen als Mesoderm die gemeinsame Anlage für alle dem Cölom zugehörenden und von ihm sich ableitenden Bildungen, also vor Allem die Körper- und Darmmuskulatur, die Gonaden und die Nieren. Ferner gehören hierher die Anlagen der Bindesubstanzen, des Blutes und des Blutgefässsystems.

Wenn wir den Ausdruck „Mesoderm" als einen Sammelnamen für genetisch differente Bildungen bezeichnen, so soll damit nicht zum Ausdruck gebracht werden, dass wir an eine Auflösung des Mesodermbegriffes im Sinne der bekannten Ausführungen KLEINENBERG's denken. Unser Standpunkt wird durch die hier folgenden Auseinandersetzungen näher gekennzeichnet werden. Nur insoweit die ganze Gruppe der Metazoen in Frage kommt, fehlt dem Mesoderm das Kennzeichen genetischen Zusammenhanges. Dagegen wird es sich ergeben, dass wir es in den unter diesen Namen bezeichneten Anlagen mit Bildungen zu thun haben, die in einzelnen grossen Stämmen der Metazoen wohl auf gemeinsamen Ursprung zurückgehen. So sind wir der Ansicht, dass das Mesoderm aller Formen mit Spiraltypus der Furchung, also der Turbellarien, Nemertinen, Mollusken und Anneliden, denen wir auch alle Arthropoden anschliessen, eine in allen diesen Gruppen homologe Bildung darstellt, oder um es genauer auszudrücken, dass der larvale Mesoblast (Ectomesoderm) aller dieser Formen, wo er sich überhaupt findet, auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen ist, und dass andererseits das entodermale Mesoderm aller dieser Formen, also die Anlage der Mesodermstreifen, auch wieder eine genetische Einheit darstellt. Ebenso kann es als wahrscheinlich gelten, dass die Enterocölbildungen von Sagitta, der Enteropneusten, der Echinodermen und Chordaten gemeinsamen Ursprungs sind. Es sind hiermit zwei grosse Stämme des Thierreiches gekennzeichnet, welche schon von GOETTE als Einheiten erfasst und neuerdings von GROBBEN als Protostomia und Deuterostomia auseinander gehalten werden.

Das Mesoderm kann entweder dem primären Ectoderm oder dem Entoderm entstammen. Es zerfällt sonach mindestens in zwei Formationen von verschiedenem Ursprung, die wir als Ectomesoderm (larvaler Mesoblast der Autoren) und Entomesoderm bezeichnen. Ob das letztere für sich eine genetische Einheit darstellt, ist mit Rücksicht auf seine in den verschiedenen Gruppen recht verschiedene Bildungsweise zum Mindesten noch zweifelhaft.

2. Das Ectomesoderm.

Das Ectomesoderm entstammt dem primären Ectoderm und liefert überwiegend mesenchymatische Muskelzellen und Bindegewebe. Es findet sich in den verschiedenen Stämmen der sogenannten Cölenteraten, und ferner in der Gruppe der Protostomia (GROBBEN), also bei den Platyhelminthen, den Rotatorien,

Nematoden, Anneliden und Mollusken. Andeutungen davon sind auch bei den Arthropoden zu vermuthen, doch noch nicht mit voller Sicherheit erkannt.

Bei den Spongien stehen die Plattenepithelien, welche die Körperoberfläche und das Canalsystem (mit Ausnahme der Wimperkörbe) bekleiden, in so innigen Beziehungen zu den mesenchymatischen Bindegewebsschichten des Körpers, dass man von einer Scheidung in Ectoderm und Mesoderm hier nicht sprechen kann, sondern beide Körperschichten als ein gemeinsames Dermallager zusammenfasst. Aus dieser Schicht geht eigentlich der ganze Spongienkörper hervor, mit Ausnahme der Kragenzellenepithelien, welche die Geisselkammern auskleiden. Sie liefert das oberflächliche Plattenepithel, die Plattenepithelien des Canalsystems, das Bindegewebe, die Skeletbildner und die Geschlechtszellen. Es ist gewiss nicht ohne Bedeutung, dass hier wie bei den übrigen Cölenteraten die mesenchymatischen Gewebe der oberflächlichen oder äusseren Körperschicht entstammen. Im Uebrigen verweisen wir auf unsere weiter unten zu gebenden Ausführungen über die Keimblätterbildung der Poriferen.

Auch bei den Cnidaria ist vielfach eine Scheidung von Ectoderm und Mesoderm noch nicht durchgeführt oder kaum angedeutet. Die Hydroiden bestehen, streng genommen, nur aus den beiden primären Keimblättern: Ectoderm und Entoderm. Doch macht Brauer mit Recht darauf aufmerksam, dass man die sogenannten interstitiellen Zellen, welche sich zwischen den basalen Enden der Epithelzellen des Ectoderms vorfinden und welche auch die Gonaden liefern, als Vorläufer eines noch nicht zur Sonderung gelangten Mesoderms betrachten kann.

Schärfer ausgeprägt ist die Scheidung von Ectoderm und Mesoderm bei den Anthozoen, welche bekanntlich zwischen Ectoderm und Entoderm eine oft recht derbe und bei den Octactinien mit Skeletkörpern durchsetzte Bindegewebsschicht besitzen. Diese Schicht entstammt nach den Untersuchungen von Kowalevsky und Marion dem Ectoderm (Fig. 170). Das primäre Ectoderm wird hier zunächst durch Zellvermehrung in ein mehrschichtiges Epithel umgewandelt. Hierauf erfolgt die Ausscheidung einer Gallertsubstanz zwischen die Zellen der tieferen Schichten, welche hierdurch den Zusammenhang unter einander verlieren und immer mehr Spindel- oder Sternform annehmen (Fig. 170). Durch diesen Process gehen also aus dem primären Ectoderm zwei differente Schichten hervor; eine oberflächliche: das Epithel des definitiven Ectoderms, und eine untere, welche immer mehr den Character eines gallertigen Bindegewebes annimmt und von nun an als Ectomesoderm bezeichnet werden kann.

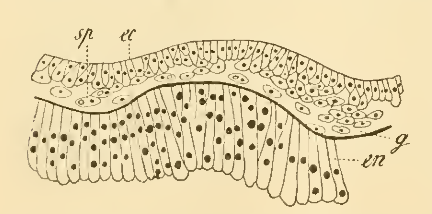


Fig. 170. Schnitt durch die Körperwand eines jungen festsitzenden Stadiums von Sympodium coralloides. (Nach Kowalevsky und Marion.)

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *sp* erste Anlage der Kalkspicula in Zellen des sich bildenden Mesoderms.

Dagegen sollen die Mesenchymzellen in der Schirmgallerte der acraspeden Medusen nach Beobachtungen von Claus 1890 an Scyphistomen von Cotylorhiza entodermalen Ursprungs sein.

Ungemein mächtig entwickelt ist bekanntlich die Mesodermschicht der Ctenophoren, welche hier einen hohen Grad von histologischer Differenzirung gewinnt. Die Herleitung dieser Schicht war eine Zeit lang ziemlich zweifelhaft. Sie ist aber mit Sicherheit als ein Ectomesoderm zu bezeichnen. Schon von KOWALEVSKY (S. 1866) und CHUN (1880) wurden die Elemente des Mesoderms der Ctenophoren auf eine Einwanderung von Zellen des Ectoderms (sowohl des oberflächlichen als auch des Magenepithels) zurückgeführt (Fig. 171). Nach CHUN sollte diese Einwanderung mit dem embryonalen Leben nicht zum Abschlusse kommen, sondern zeitlebens dem Gallertgewebe neue Muskelelemente zuführen. Diesen Angaben wurde von METSCHNIKOFF (S. 1885) widersprochen, welcher wenigstens während des embryonalen Lebens eine Einwanderung von Ectodermelementen in die Gallerte durchaus in Abrede stellte. Nach METSCHNIKOFF geben die Macromeren, wenn der Process epibolischer Gastrulation schon ziemlich weit vorgeschritten ist, nach unten, also an die freie, vom Ectoderm noch nicht überwachsene Fläche eine Anzahl von Micromeren ab (Spec. Th., 1. Heft, p. 91, Fig. 67 *me*, Fig. 68, p. 92 *ms*, Fig. 71, p. 96 *m*), welche später durch die Urdarmhöhle gegen den Scheitel wandern und sich dort zu vier im Kreuz gestellten, dissymetrisch angeordneten Mesodermstreifen anordnen. Diese Angaben METSCHNIKOFF's sind nach neueren Untersuchungen HATSCHEK's an Pleurobrachia rhodopis irrthümlich. Was METSCHNIKOFF für die Mesodermanlage gehalten hat, ist eine Zellschicht, die mit dem Urdarm stetig im Zusammenhang bleibt und das apicale Dach des Urdarms sowie die von demselben ausgehenden, zu der Tentakelbasis ziehenden Kanäle, die sogenannten Tentakelgefässe, liefert. Die Zellen der Gallertschicht entstehen, entsprechend den Angaben KOWALEVSKI's und CHUN's aus dem Ectoderm in der Umgebung des Schlundes (Fig. 171). HATSCHEK hat seine Befunde bisher noch nicht veröffentlicht, doch hat hierüber K. C. SCHNEIDER (Lehrbuch der vgl. Histologie, p. 185 u. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 76., 1904, p. 397) einige kurze Angaben gemacht. HATSCHEK hat uns in liebenswürdiger Weise Einblick in seine Abbildungen gestattet. Nach diesen ist an der Richtigkeit seiner Angaben nicht zu zweifeln.

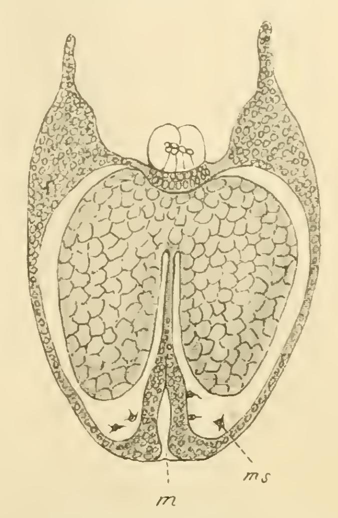


Fig. 171. Embryo von Callianira bialata mit einwandernden Mesenchymzellen. (Nach KOWALEVSKY.)
m Magen, *ms* Mesenchymzellen.

Wenn wir über die Entstehung des Ectomesoderms der Ctenophoren etwas eingehender berichtet haben, so geschah dies deshalb, weil durch die neueren embryologischen Untersuchungen die Ansicht, dass zwischen den Ctenophoren und den Turbellarien und durch die Vermittlung der letzteren auch mit den Anneliden etc. nahe verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, an Nahrung gewonnen hat. Die auffallende, in der Furchung des sogenannten Spiraltypus, ferner in der Bildung des sogenannten Kreuzes etc. zu Tage tretende

vierstrahlige Radiärsymmetrie des Embryos der Anneliden und Mollusken leitet uns nach dieser Richtung. Es liegt sonach nahe, anzunehmen, dass auch das bei den letzteren Formen als larvaler Mesoblast, als secundäres Mesoderm oder als Pädomesoblast bezeichnete Gewebe direct auf das Gallertgewebe der Ctenophoren zu beziehen sei. Es ist nicht ohne Bedeutung, dass das Mesenchym der Ctenophoren hauptsächlich in der „Umgebung des Schlundes" entsteht. Auch bei den Formen mit Spiraltypus steht der larvale Mesoblast vielfach in innigen Beziehungen zu den Stomatoblasten, d. h. zu jenen Blastomeren, welche die Stomodaeumeinstülpung liefern. Bei den Polycladen liefert nach SURFACE das Ectomesoderm hauptsächlich Muskulatur und andere mesodermale Bildungen des Pharynx (vgl. oben p. 67).

Zu den wichtigsten und denkwürdigsten Ergebnissen der neueren Cell-lineage-Forschung gehört die exacte Feststellung der Thatsache, dass bei den Anneliden und Mollusken ein Theil des Mesoderms, der dazu bestimmt ist, Mesenchymgebilde der Trochophora (Bindegewebe und Muskelzellen) zu liefern, dem Ectoderm entstammt. Allerdings lagen bereits ältere Angaben nach dieser Richtung vor, unter denen wir vor Allem auf die von P. SARASIN (S. 1882) für Bythinia tentaculata gemachten verweisen. Auch die Angaben

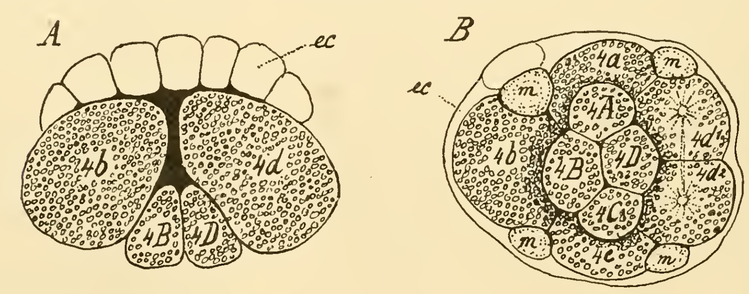


Fig. 172. Spätere Furchungsstadien von Discocoelis tigrina. (Nach LANG.) *A* im Medianschnitt, *B* vom vegetativen Pole gesehen. *ec* Ectoderm, *m* die vier Ectomesodermzellen, $4d^1$ und $4d^2$ liefern später die beiden Polzellen des Entomesoderms. In *A* die Furchungshöhle durch schwarze Farbe hervorgehoben.

KLEINENBERG's (S. 1886) und ED. MEYER's (1901), wonach bei Lopadorhynchus die neuromusculären Elemente der Prätrochalregion dem Ectoderm entstammen, ferner die Angaben von SCHIMKEWITSCH (F. 1893), nach welchen ein Theil der Mesenchymzellen von Dinophilus durch Einwanderung von Ectodermzellen aus der vorderen Partie des Embryos seinen Ursprung nimmt, würden hier zu erwähnen sein. Aber erst die neueren Untersuchungsmethoden haben die exactere Zurückführung des Ectomesoderms dieser Formen auf bestimmte Quartette und bestimmte Blastomeren ermöglicht. Wir haben über diese Verhältnisse bereits oben (p. 67 u. ff., p. 111 u. ff.) Einiges beigebracht. Hier nur Folgendes:

Für die Polycladen hatte LANG seiner Zeit angenommen, dass das zweite und dritte Micromerenquartett ausschliesslich Mesoderm liefere. Erst E. B. WILSON (F. 1898) stellte fest, dass diese beiden Quartette ectodermalen Character haben, dass aber das zweite Quartett nach einem etwas complicirten Theilungsmodus vier Mesoderm-

zellen (Fig. 172 *B m*) nach Innen (also in den spaltförmigen Rest der Furchungshöhle) abspalte. Vielleicht betheilige sich auch das dritte Quartett an der Bildung des Mesoderms. SURFACE (F. 1907) konnte für Planocera inquilina diese Befunde E. B. WILSON's bestätigen. Er führt den larvalen Mesoblast dieser Form auf die Zellen $2a^{11}$ bis $2d^{11}$ zurück und giebt an, dass von dieser Anlage eigentlich nur ein geringer Theil des Mesoderms der ausgebildeten Form, nämlich die Muskulatur und andere Mesodermgebilde des Pharynx herstammen. Der grösste Theil der Mesodermbildungen von Planocera kommt von zwei Mesodermstreifen, welche sich wie bei den Anneliden und Mollusken auf die Zelle *4d* zurückführen lassen. Ob das dritte Quartett bei Planocera sich an der Mesodermbildung betheiligt, blieb unentschieden. Doch ist es nicht wahrscheinlich, da dies Quartett bei der genannten Form unansehnlich ist.

Mit diesen Angaben stehen die neueren, interessanten Mittheilungen von BRESSLAU 1909 über den Furchungstypus der Acölen (Convoluta convoluta und C. roscoffensis) in guter Uebereinstimmung. Nach BRESSLAU liefern auch hier Zellen des zweiten Duetts (also Abkömmlinge von *2a* und *2b*) das peripherische Parenchym, möglicherweise auch Abkömmlinge von *3a* und *3b*.

Die Angaben über die Mesodermbildung der übrigen Turbellarien, sowie auch der Trematoden und Cestoden und der Nemertinen lauten derzeit noch zu allgemein und zu unbestimmt, als dass wir hier über das Vorkommen eines Ectomesoderms Sicheres auszusagen in der Lage wären. Für die Nemertinen muss allerdings nach ihrer sonstigen Uebereinstimmung im Furchungstypus mit den Verhältnissen der Polycladen auch eine ähnliche Art der Mesodermbildung recht wahrscheinlich vorkommen.

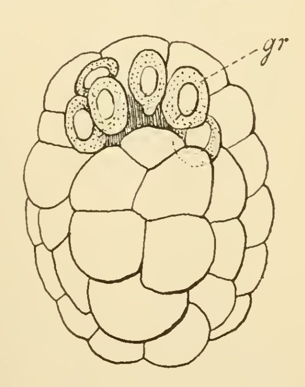


Fig. 173. Gastrulastadium von Callidina russeola. (Nach ZELINKA.) *gr* die sogenannten granulirten Zellen.

Recht ungeklärt sind auch noch die Verhältnisse bei den Rotiferen und Nematoden. Doch dämmert uns hier bereits eine Ahnung, dass diese sich mit dem oben für die Polycladen geschilderten Typus in Uebereinstimmung bringen lassen möchten. Beide Gruppen zeigen — auch in ihrem Furchungstypus — gewisse Hinweise auf die Verhältnisse der Polycladen, Anneliden etc. Zwar ist kein eigentlicher Spiraltypus vorhanden, und doch fehlt es nicht an suggestiven Anklängen. Was die Rotiferen anbelangt (vgl. p. 49 u. ff.), so ist der Aufbau des Embryos aus über einander gelagerten Quartetten ein derartiger Hinweis. Hier scheinen die sogenannten granulirten Zellen (*gr* in Fig. 173) zum Theil den Schlundkopf, zum Theil larvalen Mesoblast zu liefern. Ihre Lage am Blastoporusrande könnte uns vielleicht dazu bestimmen, in ihnen Homologa des dritten Quartetts der Spiraltypusformen zu erblicken. Ueberhaupt scheint das ganze Mesoderm der Rotiferen larvaler Mesoblast zu sein. Nach ZELINKA entstammen die Myoblasten des Hautmuskelschlauches dem Ectoderm. Wirkliche Mesodermstreifen fehlen vollkommen. Doch soll die Anlage der Gonade vom primären

Entoderm abgetrennt werden. Es würde sonach hier vielleicht die Gonade der alleinige Repräsentant dessen sein, was uns bei verwandten Formen als Mesodermstreifen entgegentritt.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Nematoden, doch ist hier der Anschluss an die Formen mit Spiraltypus vielleicht klarer zu durchschauen. Wir beschäftigen uns bereits seit längerer Zeit mit einer Zurückführung der einzelnen Blastomeren der Nematoden auf die Quartette der Anneliden. Diese Speculationen haben durch die Feststellungen BRESSLAU's für Convoluta ein wichtiges und äusserst erwünschtes Substrat gewonnen und aus den Verhandlungen der D. Zool. Gesellschaft für das Jahr 1909 p. 323 ergiebt sich, dass H. E. ZIEGLER mit vollem Recht auf diesen Punkt hingewiesen hat. Wir können hier nicht näher darauf eingehen; erwähnt sei nur Folgendes: Wenn man unsere Fig. 174, welche die Verhältnisse am Urmundrande von Ascaris megalocephala nach BOVERI wiedergiebt, mit der Fig. 175 (Mesodermbildung bei Physa nach WIERZEJSKI) vergleicht, so wird man zur Vermuthung geführt, dass der bei Ascaris megalocephala den vorderen Theil des Urmundrandes umziehende aus den Stomatoblasten und den Mesodermzellen

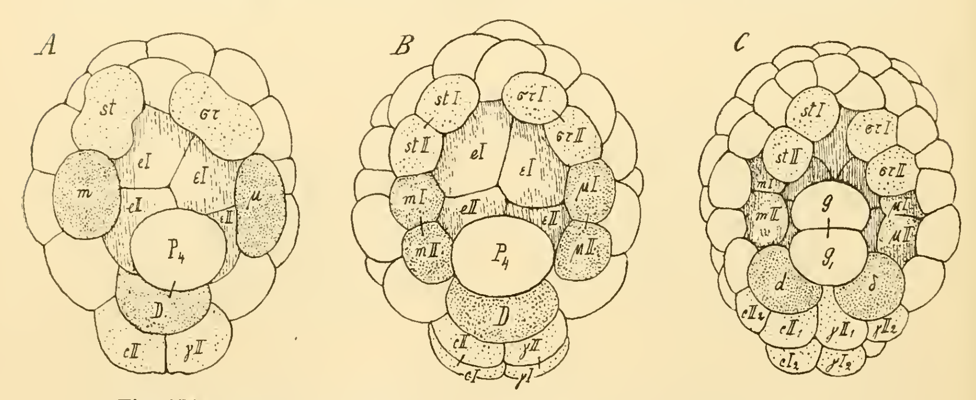


Fig. 174. Stadien der Furchung und Gastrulation von Ascaris megalocephala, von der Ventralseite gesehen. (Nach BOVERI.)

Die vier Entodermzellen *eI*, *eII*, *εI* und *εII* werden in die Tiefe versenkt. Ihnen folgen in *C* die vier Mesodermzellen *mI*, *mII*, *μI* und *μII*. *st* und *στ* Stomatoblasten. Vgl. bezüglich der genaueren Erklärung oben p. 46 und den dazu gehörigen Text.

bestehende (Fig. 174 *B mI*, *mII*, *stII*, *stI*, *στI*, *στII*, *μI*, *μII*) Bogen oder Halbkreis einem Theil des dritten Quartetts der Anneliden entspricht. Die prospective Bedeutung beider Zellgruppen ist die gleiche. Hier wie dort liefern sie Stomatoblasten und larvalen Mesoblast. Wir würden sonach jenen vorderen Theil der sogenannten „Mesodermstreifen". der Nematoden, welcher von den Zellen *m* und *μ* geliefert wird, vielleicht als Ectomesoderm in Anspruch nehmen dürfen. Nach den Untersuchungen von H. MÜLLER betheiligen sich aber auch Abkömmlinge der Zelle *D* und *C* an der Bildung der Mesodermstreifen. Man wird vielleicht die Zelle *C*, welche möglicherweise an der Bildung des Proctodaeums betheiligt ist, als etwas der Zelle 2*d* der Anneliden Vergleichbares ansehen dürfen, und dann wäre die Zelle *D* wohl ebenfalls dem dritten Quartett zuzurechnen. Das sind natürlich Alles ganz vage Vermuthungen. Wenn wir mit

ihnen rechnen dürften, so würde das ganze Mesoderm der Nematoden als Ectomesoderm zu betrachten sein, also vielleicht ähnlich, wie bei den Rotiferen.

Wenn wir ferner der Frage näher treten: wo steckt bei den Nematoden der Repräsentant der wichtigen Zelle $4d$, welche bei den Anneliden als Stammzelle der Urmesodermzellen eine so bedeutungsvolle Rolle spielt, so könnten wir auf Grund der obigen Vermuthungen nur auf die Zelle P_4 der Nematoden rathen, welche die beiden Urgenitalzellen G und G_1 liefert. Die erste Entstehung der Gonade der Nematoden ist unseres Wissens noch nicht genau bekannt. Vor Allem wissen wir noch nicht, ob die beiden Terminalzellen der Gonadenanlage, von denen die Wand des Genitalschlauches sich zum grössten Theile herleitet, von der Zelle P_4 abstammen. Es handelt sich sonach um die Frage, ob die ganze Gonade sammt Inhalt von der Zelle P_4, resp. von den Zellen G und G_1 geliefert wird, oder ob letztere Zellen nur die Urgenitalzellen produciren, während die Wand der Gonade von anderen Zellen (vermuthlich von den Mesodermstreifen) gebildet wird. Im ersteren Falle hätten wir eine gewisse Berechtigung, im Genitalschlauch der Nematoden ein Homologon der Cölomanlage (der Mesodermstreifen) der Anneliden zu erblicken.

Was die Bildung des Ectomesoderms bei Anneliden anbelangt, so stammen die bestimmtesten Angaben von Torrey und Treadwell. Nach Treadwell (F. 1897, 1901) entstammt dasselbe bei Podarke drei Zellen des dritten Quartetts: $3a$, $3c$ und $3d$, und zwar sind es die Zellen $3a^{222}$, $3c^{212}$ und $3d^{222}$, welche hier den Ectomesoblast liefern. Die Anlage ist sonach eine asymmetrische, indem nur in den beiden dorsalen Quadranten (c und d) das Ectomesoderm paarig auftritt, während es in den ventralen nur in der linken Körperhälfte (dem a-Quadranten) gebildet wird. Aehnlich verhält sich Thalassema nach Torrey (F. 1903). Bei dieser Form findet eine Einwanderung von Elementen in allen drei Ectomerenquartetten statt. Aber viele von diesen Elementen fallen frühzeitig einer Degeneration anheim, so besonders alle dem zweiten Quartett entstammenden. Die Hauptmasse des Ectomesoderms entstammt auch hier, wie bei Podarke, dem dritten Quartett, und zwar ebenfalls den Zellen $3a$, $3c$ und $3d$, speciell den Zellen $3a^{222}$, $3c^{2121}$ und $3d^{2221}$. Weniger bestimmt und mehr allgemein gehalten sind die Angaben von Nelson (F. 1905) und Schimkewitsch (F. 1895) für Dinophilus und von E. B. Wilson für Aricia (1897). Man könnte auch aus den Abbildungen von Hatschek für Eupomatus und von Drasche (1884) für Potamoceros auf das Vorkommen eines Ectomesoderms bei diesen Formen schliessen.

Auch bei den Mollusken entstammt das Ectomesoderm in einigen Fällen ausschliesslich dem dritten Quartett. Den nächsten Anschluss an die Verhältnisse der Anneliden bietet Trochus, bei welcher Form nach Robert (F. 1905) das Ectomesoderm den Zellen $3c$ und $3d$, also den beiden dorsalen Quadranten entstammt. Dagegen wird es in anderen Fällen gerade von den beiden ventralen Quadranten dieses Quartetts geliefert. Bei Physa (nach Wierzejski F. 1906) und bei Fiona (nach Casteel F. 1905) entstammt das Ectomesoderm den Zellen $3a^{2111}$, $3a^{2211}$, $3b^{2111}$ und $3b^{2211}$ (Fig. 175), und ganz ähnlich verhält sich Planorbis nach den Untersuchungen

von Holmes (F. 1900), nur dass hier in jedem der beiden genannten Quadranten noch zwei weitere kleine Zellen, welche bei Physa und Fiona im Ectoderm verbleiben, hinzukommen von der Bezeichnung $3q^{2112}$ und $3q^{2212}$. Casteel hat durch ein anschauliches Schema (p. 359) die Beziehungen dieser drei Formen zu einander in Bezug auf die Bildung des Ectomesoderms dargestellt. Für uns genügt es wohl hier, daran festzuhalten, dass dasselbe bei ihnen sich auf die Zellen $3a$ und $3b$ zurückführen lässt, während es bei den oben genannten Anneliden wohl auch von der Zelle $3a$, ausserdem aber von den Zellen $3c$ und $3d$ geliefert wird, bei Trochus nur von den Zellen $3c$ und $3d$.

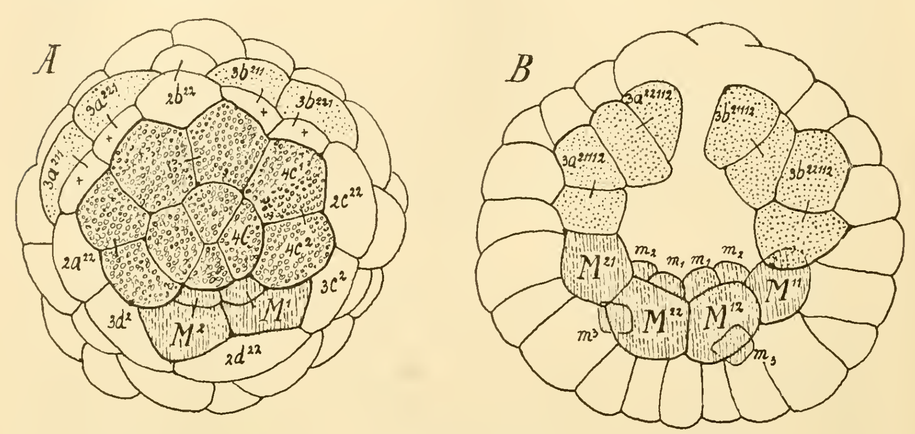


Fig. 175. Entwicklung des Mesoderms bei Physa. (Nach Wierzejski.)

A Stadium von 82 Zellen, Ansicht vom vegetativen Pole. *B* Stadium von ungefähr 150 Zellen im optischen Querschnitt bei Ansicht vom vegetativen Pole. Die Entomeren durch kleine Ringel, der Mesentoblast durch Strichelung, der Ectomesoblast durch feine Punktirung gekennzeichnet.

Man sieht in Fig. *A* im Centrum das Entomerenfeld aus den 4 schon sehr reducirten Macromeren und aus 6 Zellen des vierten Quartetts bestehend (Bezeichnung nur im *C*-Quadranten). Dorsalwärts schliessen sich die beiden Mesentoblasten M^1 und M^2 an, welche gegen die Entomeren je eine kleine Zelle (Enteroblasten) abgegeben haben. Die punktirten Zellen $3a^{211}$, $3a^{221}$, $3b^{211}$ und $3b^{221}$ haben 4 kleinere Zellen (++) an den Blastoporusrand abgegeben. Letztere gehen später mit in die Bildung des Schlundes ein. Die genannten, durch Punktirung gekennzeichneten Zellen liefern später nochmals ähnliche Micromeren und werden sodann, in die Tiefe wandernd, zum larvalen Mesoblast (Ectomesoderm).

Fig. *B*. Der larvale Mesoblast ($3a^{22112}$, $3a^{21112}$ etc.) hat sich an die Anlage des Entomesoblasts angeschlossen. Letztere besteht aus 4 Macromeren und 6 Micromeren. Von diesen nehmen die Zellen m_1 und m_2, welche von M^{12} und M^{22} herstammen, als Enteroblasten an der Ausbildung des Intestinums theil. Die Zellen M^{12} und M^{22} werden zu Urmesodermzellen, von den Zellen M^{11} und M^{21} stammt die Urniere ab.

Wesentlich abweichend sind die Verhältnisse bei anderen Mollusken. Bei Unio fand Lillie (F. 1895), dass die larvale Musculatur des Glochidiums sich auf die Zelle $2a^2$ zurückführen lasse, also asymmetrisch dem linken Quadranten des zweiten Quartetts entstammt. Auch bei Crepidula bildet das zweite Quartett nach Conklin (F. 1897) die Ectomesodermanlage, und zwar entstammt sie hier den Zellen $2a$, $2b$ und $2c$. Wierzejski führt noch eine Anzahl von Angaben an, die mit einiger Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit auf eine Bildung von „larvalem Mesoblast“ aus den drei Ectomeren-

quartetten schliessen lassen, so die Angaben von MEISENHEIMER 1900 für Dreissensia, von ZIEGLER 1885 für Cyclas, von LANKESTER 1875 für Pisidium, von SIGERFOOS 1895 für Pholas, von PATTEN 1886 für Patella, denen sich auch die Mittheilungen von RABL für Planorbis 1879, von GOETTE für Teredo und von SCHIERHOLZ für Anodonta anschliessen lassen. Bei Limax scheint nach KOFOID und MEISENHEIMER das Ectomesoderm zu fehlen; ebenso wurde es bei Siphonaria und Aplysia von FUJITA vermisst. Die Angaben von TÖNNIGES über die Mesodermbildung bei Paludina scheinen sich auf das Ectomesoderm dieser Form zu beziehen.

Auf die Schwierigkeit, die darin gegeben ist, dass der sogenannte „Pädomesoblast" von Capitella nach EISIG 1898 der Zelle $4d$ entstammen soll, haben wir bereits oben p. 113 hingewiesen.

Es muss noch als zweifelhaft bezeichnet werden, ob wir jene Teloblasten im Keimstreifen der Oligochäten und Hirudineen, welche die Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches liefern, hierher zu rechnen haben. Im Embryo der genannten Gruppen wird der sogenannte Keimstreif, wie zuerst durch WHITMAN für Clepsine bekannt wurde, von 5 Teloblasten jederseits producirt (Fig. 176). Von diesen nehmen die beiden tiefer gelegenen Urmesodermzellen (*um*), welche das eigentliche Mesoderm (Entomesoderm *ms*) des Keimstreifs liefern, eine besondere Stellung ein. Weiter vorne finden wir jederseits 4 in einer Querreihe angeordnete, ectodermale Teloblasten (n, m_1, m_2, m_3), von denen je eine nach vorne sich erstreckende Zellreihe entsprosst. Diese vier (resp. acht) Zellreihen liegen anfangs ganz oberflächlich. Später gerathen sie in die tieferen Schichten des Ectoderms, indem sie von flacheren seitlich gelegenen Ectodermzellen überwachsen werden. Doch ist auch dann noch ihre Zugehörigkeit zum Ectoderm keinem Zweifel unterworfen. Ueber das spätere Schicksal dieser Zellreihen herrschte Anfangs Unklarheit. Jetzt kann als sichergestellt gelten, dass die innere, der Medianebene zunächst liegende Zellreihe, welche von der Teloblastenzelle n entwickelt wird, die Anlage der Bauchganglienkette liefert, daher die Zelle n als Neuroblast zu bezeichnen ist. Die drei äusseren, den Zellen m_1, m_2, m_3 entstammenden Zellreihen werden nach BERGH, dessen Beobachtungen später durch BÜRGER bestätigt wurden, zur Ringmuskulatur des Haut-

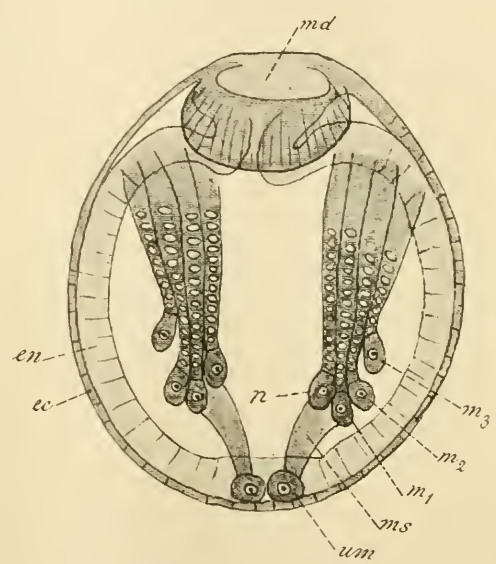


Fig. 176. Embryo von Lumbricus, nach E. B. WILSON, etwas abgeändert.

ec Ectoderm, *en* Entoderm, m_1, m_2, m_3 Teloblasten der drei äusseren Reihen (Ringmuskelanlagen), *ms* Mesodermstreifen, *md* Mund, *n* Neuroblasten, *um* Urmesodermzellen.

muskelschlauches. Wir haben hier sonach eine ectodermale Entstehung eines Theiles der Körpermuskulatur.

Die erste Herleitung dieser 4 Teloblasten ist noch etwas im Unklaren. BERGH fand an den jüngsten von ihm untersuchten Stadien der Oligochäten statt 4 nur 2 Zellen jederseits, von denen die innere der Zelle n entspricht, die äussere m später durch Theilung die Zellen m_1, m_2, m_3 producirt. Nach WHITMAN sind alle diese Teloblasten das Product von Theilungen einer ursprünglich einzigen mächtigen Blastomere, die man vielleicht als die Zelle $2d$ (erster Somatoblast) in Anspruch nehmen darf.

Viel weniger klar und bestimmt lauten die Angaben über das Vorkommen eines Ectomesoderms bei Arthropoden. Hier wäre zunächst auf die Untersuchungen an jenen Formen zu verweisen, welche den Anschluss an die Anneliden am meisten gewahrt haben, also auf die Angaben für Lepas von BIGELOW F. 1902, für Lernaea von PEDASCHENKO F. 1899 und andere parasitische Copepoden von MC CLENDON F. 1906. Wir kommen auf diese Angaben in dem Capitel: Ueber Keimblätterbildung der Arthropoden noch ausführlicher zurück. Ueberhaupt wird in den verschiedenen Arbeiten über Crustaceen-Entwicklung gelegentlich die Angabe gemacht, dass das Ectoderm der naupliaren Region des Keimstreifs sich an der Mesodermbildung betheilige, so z. B. in den verschiedenen Arbeiten von CANO (F. 1892, 1893). Ob wir es hier mit etwas dem „larvalen Mesoblast“ der Anneliden Vergleichbarem zu thun haben, ist noch recht zweifelhaft. Auch bei den Insecten wird ja verschiedentlich, so z. B. von HEYMONS, eine Betheiligung der ectodermalen Partien des Keimstreifs an der Mesodermbildung angegeben. Man könnte auch daran denken, dass die sogenannten Paracyten HEYMONS (einwandernde Ectodermzellen, welche bald der Degeneration anheimfallen) auf abortive Elemente des larvalen Mesoblasts zu beziehen sind. Doch lässt sich hierüber derzeit wohl nichts Sicheres aussagen.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, findet sich ein Ectomesoderm bei vielen Cölenteraten, ferner bei vielen Gruppen jener Formen, welche dem Trochophoratypus nahe stehen, also in jener grossen Gruppe von Metazoen, die neuerdings von GROBBEN, als Protostomia zusammengefasst worden ist. Für die Molluskoideen (Phoronis, Ectoprocta und Brachiopoda) fehlen allerdings noch hierauf bezügliche Angaben.

Ebenso muss es eigentlich als auffallend bezeichnet werden, dass in der ganzen Gruppe der Deuterostomia (Sagitta, Enteropneusten, Echinodermen und Chordaten) kaum etwas von der Bildung eines Ectomesoderms beobachtet wurde. Von neueren und exacteren Angaben, welche sich hierher beziehen lassen, wäre eigentlich bloss die von CASTLE (F. 1894) zu erwähnen, welcher seinen „neuromuskulären Ring“ bei Ciona intestinalis dem primären Ectoderm zurechnet. Es würden demnach die Anlagen der Schwanzmuskulatur der Ascidien ectodermalen Ursprungs sein. Doch haben diese Angaben durch die Untersuchungen von CONKLIN (F. 1905) eine etwas andere Beleuchtung erfahren. Aus den letzteren geht hervor, dass die primären Muskelzellen der Ascidien mit der Neuralplatte in keiner Beziehung stehen, dass ferner die Muskelzellen und die Mesenchymzellen hier einer gemeinsamen Anlage (dem sogenannten

gelben Halbmond von *Cynthia partita*) entstammen, einer Anlage, die wir wohl dem primären Entoderm zurechnen dürfen. Wenigstens liegt sie im Stadium 8 in der vegetativen Hälfte des Keimes. Wir werden diese Verhältnisse in einem besonderen Kapitel „über die Keimblätterbildung der Chordaten“ unten eingehender besprechen. Die Zurechnung der Muskelanlagen der Ascidien zu dem Ectoderm, wie sie Castle vornahm, war mehr arbiträrer Natur, als durch wirkliche Beobachtungen begründet. Ebenso handelt es sich, wie wir unten ausführen werden, bei der Annahme von Lwoff, dass das Mesoderm von Amphioxus und der Vertebraten zum grössten Theil dem Ectoderm entstamme, eigentlich nur um eine Willkür in der Abgrenzung der beiden primären Keimblätter gegeneinander, nicht um eine Feststellung wirklich fassbarer oder greifbarer Thatsachen.

Das Ectomesoderm liefert Bindegewebe und larvale Muskulatur der Trochophoralarve. Es hat sonach bei den Anneliden und Mollusken vorwiegend die Bedeutung eines provisorischen, mit der Metamorphose der Trochophora der Degeneration anheimfallenden Gewebes. Ob das Mesenchym der gegliederten Rumpfregion der jungen Anneliden, auf dessen Vorhandensein Ed. Meyer neuerdings aufmerksam gemacht hat, von den Mesodermstreifen (des Entomesoderms) entstammt oder ob sich an seiner Bildung auch Elemente des larvalen Mesoblasts betheiligen, scheint uns noch nicht genügend geklärt.

Ebenso muss es noch als zweifelhaft betrachtet werden, ob das Ectomesoderm Excretionsorgane producirt oder nicht. Die Angaben für die Entstehung der Protonephridien der Turbellarien, Trematoden und Cestoden klingen noch recht unbestimmt (vgl. Meisenheimer, Die Excretionsorgane der wirbellosen Thiere, in Ergebn. d. Zoologie, 1909, p. 313). Bei den Nemertinen werden nach Bürger die Excretionsorgane durch Ectodermeinstülpungen gebildet.

Wenn unsere oben gemachte Annahme zutrifft, dass das ganze Mesoderm der Rotiferen und Nematoden als ein Ectomesoderm zu betrachten ist, so würden wohl auch die Excretionsorgane dieser Form ectodermalen Ursprungs sein. Doch ist hierüber bisher nichts Sicheres bekannt.

Was die larvalen Excretionsorgane anbelangt, so wird das Archinephridium von Polygordius von Woltereck auf das dritte Quartett, im Speciellen auf die Zellen $3c^2$ und $3d^2$, zurückgeführt. Hiermit stimmen auch die Angaben Shearer's überein. Die Urniere der Mollusken ist nach Meisenheimer ectodermalen Ursprungs (bei Limax und Dreissensia), während Wierzejski in Bestätigung der Angaben Rabl's sie bei den Süsswasserpulmonaten auf die Mesodermstreifen (auf die Zellen M^{21} und M^{11} der Fig. 175 *B*) zurückführt. Bei der Phoronislarve (Actinotrocha) entsteht die Urniere aus einer am hinteren Körperende gelegenen ectodermalen Einstülpung (de Selys-Longchamps, Ikeda). Zweifelhaft ist nur, ob die Solenocyten hier vom Mesoderm geliefert werden.

3. Das Entomesoderm.

Das Entomesoderm umfasst die Summe aller mesodermalen Bildungen des Embryos, welche vom Entoderm herkommen. Dasselbe kann vor seiner Auflösung in distincte Organanlagen oder Anlagen

von Organgruppen in verschiedener Weise entwickelt sein. Zunächst in der Gestalt zusammenhängender Formationen, die dann entweder als streifen- oder plattenförmige Bildungen (sogenannte Mesodermstreifen) oder in der Form von Hohlgebilden (Cölomsäcken) uns entgegentreten. Daneben kommt noch meist ein aus einzelnen, gelockerten Zellen bestehendes Mesenchym vor. Danach möchte es scheinen, wie wenn die naturgemässe Behandlung des Stoffes die wäre, die zusammenhängenden Mesodermbildungen dem Mesenchym gegenüberzustellen und diese, sowie das letztere gesondert zu behandeln. Doch zeigen sich bei näherer Betrachtung Schwierigkeiten in Bezug auf eine zusammenfassende Behandlung der mesenchymatischen Bildungen, da diese nach ihrem Ursprung und nach ihrer prospectiven Bedeutung allzu verschieden sind. Mesenchym ist keine irgendwie einheitlich zusammenfassbare Bildung. Er ist nur als histologischer Begriff, nicht aber als genetische Einheit zu erfassen. Mesenchym kann durch Zellauswanderung aus der Wand von Cölomsäcken hervorgehen. Es kann aber auch auf gleiche Weise schon vom Urdarm aus, ja schon vom Blastoderm der Cöloblastula aus gebildet werden, wie bei den Echiniden. Oder es kann aus einer Auflösung von Mesodermstreifen hervorgehen, so bei den Mollusken. Es kann andererseits vorkommen, dass vereinzelte Mesenchymzellen zusammentreten, um ein Cölomsäckchen zu bilden. Auf diese Weise entsteht das Kragen- und Rumpfcölom bei der Tornaria von den Bahamas (nach Morgan 1894) und das Cölom von Phoronis. Die grosse Mannigfaltigkeit in der Bedeutung der mesenchymatischen Bildungen veranlasst uns, von einer einheitlichen Zusammenfassung abzusehen.

Ueberhaupt möchte es sich mehr empfehlen, der Schilderung der Mesodermbildung der Bilaterien eine Anordnung nach systematischen Gruppen zu Grunde zu legen. Es wird sich hierbei ergeben, dass im Ganzen folgende Typen auseinanderzuhalten sind:

1) die teloblastische Mesodermstreifbildung, d. h. die Entstehung paariger Mesodermstreifen von zwei Urmesodermzellen aus, wie sie sich bei Anneliden und Mollusken u. A. vorfindet;

2) die secundäre oder abgeleitete Mesodermstreifbildung. Hierher wären alle jene Fälle zu rechnen, bei denen paarige Mesodermstreifen angelegt werden, ohne dass Urmesodermzellen in Frage kämen. Es sind dies immer Fälle, die offenbar als secundäre Modificationen des ersterwähnten Typus zu betrachten sind, insofern sie sich bei Formen vorfinden, welche sich von Anneliden oder Mollusken ableiten lassen. Hierher gehört die Mesodermbildung der meisten Arthropoden und die der Cephalopoden;

3) die Enterocölbildung, d. h. die Bildung von Cölomsäcken durch Abfaltung vom Urdarm;

4) die Cölombildung durch solide Einwucherung. Sie ist offenbar dem vorhergehenden Typus nahe verwandt;

5) die mesenchymatische Cölombildung. Die Cölomsäckchen entstehen durch Zusammenrücken von Mesenchymzellen.

4. Die teloblastische Mesodermstreifbildung.

Hier werden durch Zellknospung von zwei terminal gelegenen Urmesodermzellen aus paarige, ursprünglich solide Mesodermstreifen gebildet. Es findet sich diese Art der Mesodermbildung bei den Formen

mit spiralem Furchungstypus. Sie ist für die Polycladenform: Planocera inquilina von F. M. Surface nachgewiesen, dürfte übrigens bei den Turbellarien überhaupt vorkommen und kommt wahrscheinlich auch den Nemertinen zu, deren Urmesodermzellen kürzlich von Salensky (1909) beobachtet sind. Es ist die typische Art der Mesodermbildung bei sämtlichen Anneliden, die Oligochäten und Hirudineen mit eingeschlossen, und der Mollusken mit Ausnahme der Cephalopoden.

Die beiden Urmesodermzellen entstammen hier stets, wie wir bereits oben (p. 113) hervorgehoben haben, der Zelle *4d*. Sie sind sonach, wie ja schon seit Langem angenommen wurde, dem primären Entoderm zuzurechnen. Ihrem ganzen Aussehen nach, ihrer Grösse und Dotterbeschaffenheit nach stehen sie den Entomeren näher als den Ectomeren. Da die Zelle *4d* dem vierten Quartett zugehört, welches in seinen übrigen Gliedern Entodermzellen liefert, so müssen wir auch diese Zellen dem primären Entoderm zurechnen. Es kann jetzt wohl als festgestellt gelten, dass die Production ectodermaler Elemente mit der Ausbildung der drei Ectomerenquartette ihren Abschluss findet und dass alle später von den Macromeren erzeugten Quartette, wie das hier in Frage kommende vierte und ein später sich bildendes fünftes Quartett, dem Entoderm zuzurechnen sind.

Die innigen Beziehungen der Zelle *4d* zu dem primären Entoderm werden auch dadurch documentirt, dass diese Zelle in vielen Fällen nebst den beiden Urmesodermzellen noch Abkömmlinge producirt, welche sich an der Bildung des Mitteldarms (und zwar an der Bildung des sogenannten Intestinums) betheiligen. Diese letzteren Derivate der Zelle *4d* werden nach Conklin als Enteroblasten bezeichnet; es handelt sich meist um kleine, in geringer Zahl auftretende Zellen, gewissermassen um eine rudimentäre Betheiligung der Zelle *4d* an der Mitteldarmbildung. Nur bei Crepidula haben die Enteroblasten erheblichere Grössendimensionen.

Da bei den meisten hierher gehörigen Formen das dritte Quartett durch dexiotrope Theilung gebildet wird, so entsteht der Alternanzregel entsprechend die Zelle *4d* (und das vierte Quartett überhaupt) durch läotrope Theilung. Nur bei den linksgewundenen Schnecken ist der Sinn dieser Theilungen ein inverser (vgl. oben p. 108 ff. und Fig. 66 *M* in *D* und *D'*). Die nächste Theilung der Zelle *4d*, welche häufig als Mesentoblast benannt und mit dem Buchstaben *M* bezeichnet wird, müsste nun, streng genommen, wieder eine dexiotrope sein. Dieser Character der Theilung ist in manchen Fällen auch thatsächlich zu erkennen, in anderen Fällen ist die Theilung von *M* einfach bilateralsymmetrisch. Die Spindel ist dann horizontal gelagert und die Zelle zerfällt in zwei gleich grosse Theilstücke, ein rechtes und ein linkes. Wie immer auch diese erste Theilung ablaufen mag, so orientiren sich die beiden Tochterzellen bald in streng symmetrischer Art.

Ursprünglich liegt die Zelle *4d* = *M* im Bereiche der Entomerenplatte und zwar kennzeichnet sie den dorsalen Rand dieser Platte (vgl. Fig. 44 p. 80 *M* und Fig. 60, *B 4d* p. 99, bezüglich der Ausdrücke „ventral“ und „dorsal“ vgl. p. 73 oben). Diese Zelle zeigt aber schon frühzeitig die Neigung, von der Oberfläche abzurücken und in die Tiefe zu versinken (vgl. Fig. 49 *M* p. 82 und Fig. 53 *4d* = *M* p. 90). Sie geräth dann in jenen Spalt, der als Rest der

Furchungshöhle zwischen Ectoderm und Entoderm vorhanden ist und hier finden sich auch ihre beiden, inzwischen entstandenen Tochterzellen, die wir als $4d^1$ und $4d^2$ resp. als M^1 und M^2 bezeichnen (Fig. 177 *A*, Fig. 178). Die beiden Zellen M^1 und M^2 liegen nun symmetrisch im dorsalen Theil der Furchungshöhle. Die Fläche, mit der sie an einander stossen, entspricht der Medianebene (Fig. 179 *A* und *B m*).

Die nächsten Theilungen der beiden Mesentoblasten M^1 und M^2 sind streng gesetzmässige, und ihre genauere Verfolgung bei Anneliden und Mollusken hat ergeben, dass überall das gleiche Gesetz der Theilungen zu erkennen ist, wenn auch Varianten von mehr untergeordneter Bedeutung vorkommen. Robert (F. 1903), Wierzejski (F. 1905) und Casteel (F. 1904) haben diese Varianten zusammengestellt und verglichen, und das ihnen zu Grunde liegende typische Verhalten festgestellt. Wir erwähnen hier nur, dass durch diese ersten Theilungen eine Anzahl meist recht kleiner Zellen, der sogenannten Enteroblasten, producirt wird m_1, m_2 in Fig. 177 *B*,

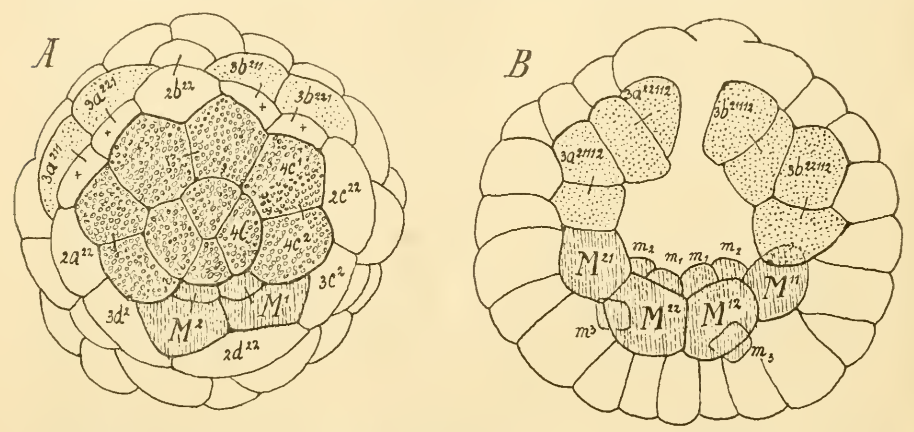


Fig. 177. Entwicklung des Mesoderms bei Physa. (Nach Wierzejski.)
Das entodermale Mesoderm (gestrichelt) besteht in *A* aus den zwei grösseren Zellen M^1 und M^2 und zwei kleineren, von diesen gegen die Entomeren zu abgegebenen Enteroblasten. In *B* besteht das Entomesoderm aus 4 Macromeren M^{21}, M^{22}, M^{12} und M^{11}, und drei Paaren von Micromeren (m_1, m_2, m_3), von denen m_1 und m_2 zu Enteroblasten werden. Die Macromeren M^{22} und M^{12} sind die beiden Urmesodermzellen. Die Macromeren M^{21} M^{11} liefern später die Urniere. Man vgl. die Figurenerklärung zu Fig. 175 p. 270.

e in Fig. 178, welche in die Richtung gegen die entodermalen Macromeren abgegeben werden und an der Ausbildung des Intestinum theilnehmen. Sie werden bei manchen Formen, so bei Nereis, ventralwärts und nach hinten zu (Fig. 178 *B*), bei anderen aber in die Furchungshöhle selbst, also ventralwärts und nach vorn abgegeben. Das hängt davon ab, ob ihre Production zu einer Zeit erfolgt, in welcher die epibolische Gastrulation noch nicht weit vorgeschritten ist oder schon weiter gediehen ist.

Gleichzeitig mit der Production der Enteroblasten erfolgt (wenigstens bei den Pulmonaten) eine äquale Theilung der beiden grossen Zellen M^1 und M^2. Die ganze Anlage besteht dann aus mehreren Micromerenpaaren (m_1, m_2, m_3 in Fig. 177), worunter auch die Enteroblasten sich befinden, und aus vier grossen, in einem dorsalen Bogen angeordneten

Zellen M^{21}, M^{22}, M^{12}, M^{11}, von denen die beiden medianwärts gelegenen M^{22} und M^{12} als die beiden Urzellen der Mesodermstreifen zu bezeichnen sind. Die beiden anderen Zellen M^{21} und M^{11} liefern nach Rabl und Wierzejski die Urniere der Pulmonatentrochophora. Nun erfolgen weitere Theilungen der Urmesodermzellen M^{22} und M^{12}, durch welche eine Reihe kleinerer Zellen erzeugt wird, die sich zwischen M^{21} und M^{22} resp. zwischen M^{12} und M^{11} einschieben. Es werden auf diese Weise die beiden Mesodermstreifen gebildet (*ms* in Fig. 179). Wie aus Fig. 177 ersichtlich ist, haben sich die Elemente des Ectomesoderms, nämlich die Zellen $3a^{22112}$, $3a^{21112}$ etc. den beiden Mesodermstreifen ventralwärts angeschlossen. Die gesammte Mesodermanlage, nämlich Ectomesoderm und Entomesoderm zusammen bildet nun einen nur vorn unterbrochenen Kreis, welcher die centrale Darmanlage umgiebt. Dass sich der larvale Mesoblast so innig an die entodermalen Mesodermstreifen anschliesst, könnte auf den ersten Blick auffällig erscheinen. Doch ist dagegen im Auge zu behalten, dass in diesem Stadium den Mesodermelementen wohl kein anderer Raum zur Verfügung steht, daher sie notwendigerweise sich kreisförmig anordnen müssen. Diese Anordnung wird aber in den nun folgenden Stadien noch beibehalten.

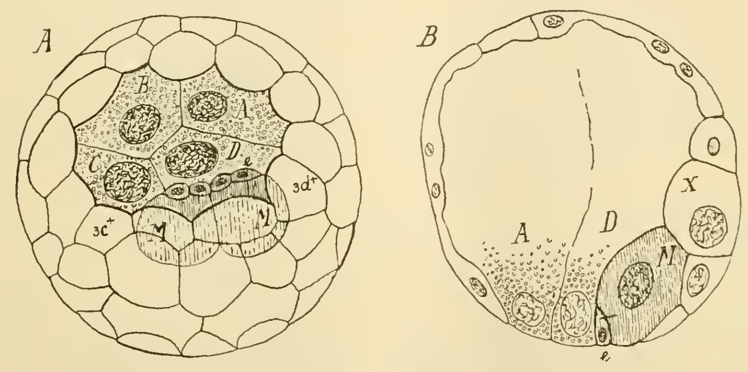


Fig. 178. Lage der Entomesoblasten *M M* und Bildung der Enteroblasten *e* bei Nereis. (Nach E. B. Wilson.)

A Epibolische Gastrula vom vegetativen Pole gesehen, *B* im sagittalen Durchschnitt. *A*, *B*, *C*, *D* die 4 Macromeren (Entomeren). Die beiden Urmesodermzellen *M M* haben gegen das Entomerenfeld 4 kleine Zellen (*e*) abgeschnürt, welche in die Bildung des Intestinums eingehen.

Erwähnt sei, dass bei manchen Oligochäten, so hauptsächlich bei den dotterärmeren Eiern mancher Lumbriciden, die Mesodermstreifen ungemein frühzeitig gebildet werden, nämlich lange vor Beginn der Gastrulaeinstülpung. Sie liegen dann im Blastocöl der Blastulastadien.

Natürlich machen die Mesodermstreifen mit der allgemeinen Veränderung der Körperform die verschiedensten Lageveränderungen durch. Die beiden Urmesodermzellen liegen anfangs ganz an der Dorsalseite (Fig. 179 *A*, *B*). Sie produciren die Zellen der Mesodermstreifen gegen die ventrale Seite (Fig. 179 *C*). Es werden daher die Mesodermstreifen ursprünglich eine horizontale Lage einnehmen, d. h. sie werden der Prototrochanlage ungefähr parallel gelagert sein (Fig. 179 *C*). Da die Mitte des Embryos nun von dem Darm eingenommen ist, so

müssen sie einen bogenförmigen Verlauf nehmen (Fig. 179 *D*). Die beiden Mesodermstreifen bilden demnach in diesem Stadium einen rechten und einen linken, in einer horizontalen Ebene gelegenen Bogen. Wenn später der Urmund, während er sich allmählich schliesst, nach der Ventralseite verschoben wird, so machen die Mesodermstreifen diese Lageveränderung mit. Sie gelangen hierdurch ganz an die Ventralseite des Embryos (Fig. 179 *E* und *F*), und verlaufen nun von hinten nach vorn, also in einer ungefähr gegen den Prototroch senkrecht aufsteigenden Richtung. Die Urmesodermzellen, die bald verschwinden, indem sie sich in kleinere Zellen auflösen, kennzeichnen nun das hinterste Ende der Mesodermstreifen.

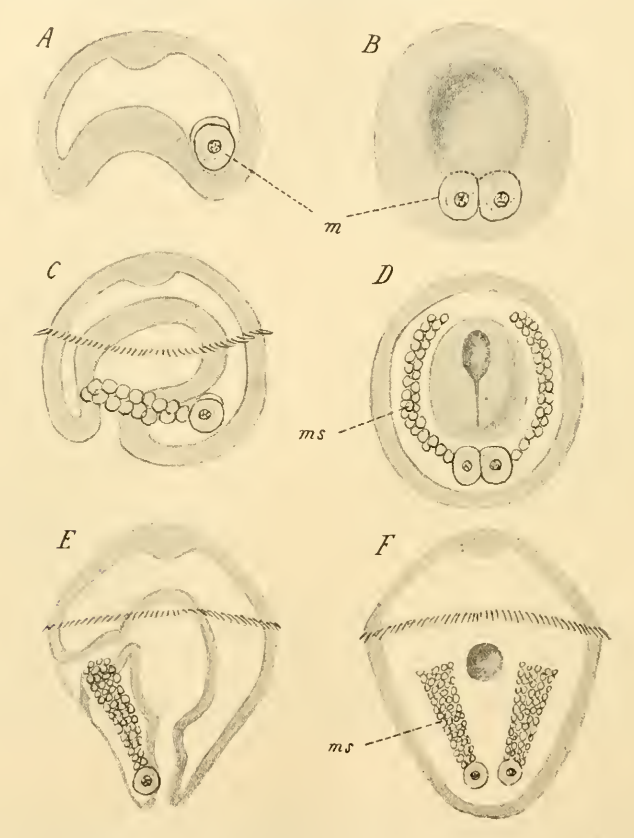


Fig. 179. Schemen zur Darstellung der Lageveränderungen der Mesodermstreifen während der Entwicklung einer Trochophora.

A Gastrula von der Seite, *B* Gastrula vom vegetativen Pole, *C* beginnender Verschluss des Blastoporus, Seitenansicht, *D* dasselbe Stadium, Ansicht vom vegetativen Pole, *E* junge Trochophora von der Seite, *F* Ventralansicht derselben, *m* Urzellen des Mesoderms, *ms* Mesodermstreifen.

Bei den Anneliden zerfallen die Mesodermstreifen später in segmentale Abschnitte, welche, indem sie sich aushöhlen, zu den Cölomsäcken der betreffenden Segmente werden. Aus ihrer Wand entwickeln sich die Rumpf- und Darmmuskulatur, die Gonaden und die Nephridien. Es scheint, dass in manchen Fällen an der Aus-

bildung der Nephridien ein ectodermaler Endabschnitt participirt. Derartiges wurde von VEJDOVSKY für Lumbriciden, von BÜRGER für Hirudineen angegeben. Bei Phascolosoma soll nach GEROULD nur das Nephrostom mesodermaler Abkunft sein, während die übrige Partie der Nephridien wahrscheinlich aus einer ectodermalen Wucherung hervorgeht.

Bei den Mollusken gewinnen die Mesodermstreifen niemals eine so erhebliche Ausdehnung wie bei den Anneliden. Sie fallen hier frühzeitig einer mesenchymartigen Auflösung anheim. Auch das spätere Schicksal dieser Bildung wäre nach den Angaben MEISENHEIMER's u. A. ein wesentlich anderes, als bei den Anneliden. Hier sollen sie nur dazu dienen, Bindegewebe und Musculatur zu produciren, während die gemeinsame Anlage der definitiven Niere, des Pericards und der Gonade nach MEISENHEIMER dem Ectoderm entstammt. Es ist auffallend, dass eine Bildung, welche in ihren ersten Stadien bei Mollusken und Anneliden so merkwürdig übereinstimmend angelegt wird, in ihren späteren Schicksalen sich different verhalten soll. Es sei deshalb hier erwähnt, dass RABL die definitive Niere von Planorbis von den Mesodermstreifen herleitete, und ähnlich spricht sich neuerdings WIERZEJSKI für Physa aus. Nach ihm entsteht bei dieser Form die Niere vom Mesoderm, wahrscheinlich auch die Gonade und das Pericard. Ebenso vermuthet P. HEYDER (1909) eine mesodermale Abstammung der Nierenanlage für Arion. Sollten sich diese letzteren Angaben bestätigen, so würden die Mesodermstreifen der Anneliden und Mollusken auch in ihren späteren Schicksalen besser übereinstimmen, als man nach MEISENHEIMER annehmen sollte.

5. Die secundäre oder abgeleitete Mesodermstreifbildung.

Da wir die Keimblätterbildung der Arthropoden in einem besonderen Abschnitt darzustellen gedenken, so können wir hier uns kürzer fassen. Wir finden bei den Arthropoden, wie bei den Anneliden paarige Mesodermstreifen, welche, unter den lateralen Partien des Keimstreifectoderms gelegen, eine untere Schicht des Keimstreifs darstellen. In diesen anfangs soliden und manchmal nur einschichtigen Mesodermstreifen, die sich bald segmental gliedern, kommen später meist Cölomhöhlen zur Entwicklung. Nur bei den Crustaceen scheinen Cölomanlagen fast völlig zu fehlen (?). Wir werden an der allgemeinen Homologie der Mesodermstreifen der Arthropoden mit denen der Anneliden nicht zweifeln. Doch ist meist die Art ihrer Entstehung eine verschiedene. Es hängt dies damit zusammen, dass die Annelidenentwicklung dem determinativen Typus angehört, während die Arthropoden nicht determinative Formen sind.

Dementsprechend wird in dem wenigzelligen Keim der Anneliden die gesammte Anlage des Entomesoderms in der Form zweier Zellen, der paarigen Urmesodermzellen, in die Furchungshöhle versenkt. Die Mesodermstreifen entwickeln sich sodann durch teloblastisches Wachsthum, d. h. durch successive Zellproduction von Seiten der Urmesodermzellen, worauf dann allerdings auch weitere Theilung der producirten Zellen, also interstitielles Wachsthum des Mesodermstreifs einsetzt.

Bei den Arthropoden dagegen ist in den meisten Fällen die erste Anlage der Mesodermstreifen von Anfang an, d. h. von dem Moment an, wo sie als gesonderte Zellgruppe zu erkennen sind, eine vielzellige. Das Wachsthum der Mesodermstreifen ist von Anfang an ein interstitielles. Urmesodermzellen werden nicht beobachtet und dementsprechend auch keine teloblastische Art der Zellvermehrung. Bei den meisten Arthropoden verläuft die Gastrulation unter dem Bilde einer vielzelligen, soliden Einwucherung. Die Stelle dieser Einwucherung ist oberflächlich nur durch ein seichtes Grübchen oder durch einen einwachsenden Cumulus, wie bei vielen Crustaceen und Arachniden, sowie bei den Myriopoden, oder durch eine langgestreckte Einwucherungszone (Primitivrinne) wie bei Peripatus und bei den Insecten, gekennzeichnet. Die einwuchernden Zellen bilden das primäre Entoderm, welches sich, da es bei der Einwucherung auf den Widerstand der centralen Nahrungsdottermasse stösst, bald unter dem Ectoderm als sogenanntes unteres Blatt flächenhaft ausbreitet. Erst jetzt vollzieht sich eine Sonderung in eine entodermale Zellmasse (vielfach werden auch Vitellophagen erzeugt) und in paarige Mesodermstreifen. Die letzteren breiten sich unter den seitlichen Partien des Keimstreifs aus und gliedern sich sodann in segmentale Abschnitte.

Nur in wenigen Fällen hat man schon zu Beginn des Gastrulationsprocesses eine besondere Einwucherungsstelle des Mesoderms genauer bezeichnen können. Dieselbe gehört bei den Crustaceen der Gegend des vorderen Urmundrandes an, so bei Astacus (nach Reichenbach), bei Asellus (nach Mc Murrich). Bei Peripatus dagegen umgreift die Mesodermanlage hufeisenförmig die hintere Blastoporusregion, also die Gegend, an welcher sich später die Afteröffnung ausbildet. Im Einzelnen sind nun allerdings die Processe der Mesodermbildung bei den Arthropoden so verschiedenartig, dass sie kaum in allgemeinerer Weise zusammengefasst werden können; daher wir uns zu einer specielleren Darstellung dieser Vorgänge haben entschliessen müssen.

Von dem entworfenen Schema weichen einige Crustaceen ab, welche sich insofern den Anneliden nähern, als bei ihnen bei totaler Furchung (oder bei einer der totalen nahestehenden Furchungsweise) die ersten Entwicklungsvorgänge mehr determinativen Charakter besitzen. Wir haben diese Fälle unten eingehend erörtert. Hier kommen auch paarige Urmesodermzellen oder doch Zellen, welche sich ihnen nach Lage und späterem Schicksal einigermassen vergleichen lassen, zur Beobachtung. So bei den Cirripedien, den Copepoden, bei Moina und Branchipus, ferner bei den Euphausiden. Diese Formen würden somit nach der Art ihrer Mesodermstreifbildung sich den Anneliden näher anschliessen.

Eine teloblastische Art des Mesodermstreifwachsthums kommt auch den Isopoden zu, wie man seit den Untersuchungen Patten's an Cymothoa weiss. Später haben Bergh, Nusbaum und Mc Murrich diese Verhältnisse untersucht. Es findet sich am hinteren Ende des Keimstreifs eine Querreihe von 8 Teloblasten, welche durch Theilungen nach vorn das Mesoderm der metanaupliaren Keimstreifregion produciren. Die Verhältnisse erinnern entfernt an das teloblastische Keimstreifwachsthum der Lumbriciden und Hirudineen; doch handelt es sich natürlich — bei ganz anderen Verhältnissen — hier nur um eine entfernte Analogie. Wir möchten über-

haupt diesen ganzen Fall der Mesodermbildung der Isopoden nicht direct auf die Verhältnisse der Anneliden zurückbeziehen, sondern ihn eher als eine secundäre Anpassung an die Wachsthumsverhältnisse des Keimstreifs betrachten.

Schliesslich werden wir auch die Entwicklung der Cephalopoden von dem gewöhnlichen Molluskentypus ableiten müssen. Formen mit dotterreichen Eiern, wie Nassa und Fulgur, mögen den Uebergang vermitteln. Allerdings ist die Cephalopodenentwicklung bereits weitgehend modificirt. Keine Spur von Spiraltypus der Furchung, welche hier typisch bilateral ist. Auch die Mesodermbildung gehört einem abgeleiteten Typus an. Die Keimscheibe der Cephalopoden ist ursprünglich einschichtig. Ein Wucherungsprocess am Rande derselben (doch vorne mit einer Unterbrechung) führt zur Ausbildung des Entoderms, wodurch die Keimscheibe zweischichtig wird. Schliesslich tritt eine Zelleinwucherung in der hinteren Partie der Keimscheibe ein, welche Mesodermzellen und Urgenitalzellen und somit eine dritte mittlere Schicht der Keimscheibe liefert (Teichmann, F. 1903, vgl. oben p. 140).

6. Die Mesodermbildung der Enteropneusten.

Wir können die im Folgenden zur Besprechung kommenden Typen der Mesodermbildung kaum besser einleiten, als indem wir ein kurzes Kapitel über die Enteropneusten einschieben. Nicht deshalb, weil es sich hier um eine ursprüngliche Gruppe handelt, durch welche die Echinodermen mit den Chordaten in Beziehung gebracht werden, sondern, weil in dieser kleinen Gruppe die verschiedensten Typen der Cölombildung zur Beobachtung kommen, von der einfachen Enterocölbildung angefangen bis zur Ausbildung von Cölomsäcken durch Zusammentreten einzelner Mesenchymzellen. Das Vorkommen aller dieser verschiedenen Typen in einer so eng begrenzten Gruppe soll uns beweisen, dass sie ihrem Wesen nach zusammengehören.

Bekanntlich besteht das Cölom von Balanoglossus, entsprechend den drei Körperregionen aus drei Abschnitten: Eichelcölom, Kragencölom und Rumpfcölom. Das Eichelcölom ist unpaar, doch wird durch gelegentliches Vorkommen zweier Eichelporen und durch das Vorhandensein eines unvollkommenen Mesenteriums eine Trennung in zwei Hälften angedeutet. Kragencölom und Rumpfcölom bestehen aus paarigen, durch ein median verlaufendes Mesenterium getrennten Räumen.

Ueber die Entstehung des Eichelcöloms herrscht unter den Autoren Uebereinstimmung. Es entsteht in allen untersuchten Fällen durch Abschnürung einer Blase vom vorderen Ende des Urdarms, d. h. von jenem Ende, welches dem Blastoporus gegenüber liegt, so bei Balanoglossus Kowalevskii nach Bateson (c_I in Fig. 180), bei Dolichoglossus pusillus (c^1 in Fig. 181) nach B. M. Davis (F. 1908) und bei Balanoglossus clavigerus nach Heider (1909). Seine Entstehung ist sonach ganz ähnlich wie die der Cölomanlage bei den Echinodermen, nur dass hier die Theilung in eine rechte und linke Hälfte, welche bei den Echinodermen frühzeitig eintritt, unterbleibt. Die Anlage des Eichelcöloms ist die sogenannte Wassergefäss-

blase der Tornaria; der Rückenporus dieser Larve wird später zum Eichelporus.

Dagegen sind über die Entstehung des Kragen- und Rumpfcöloms die mannigfachsten Angaben gemacht. Bei Balanoglossus Kowalevskii, der keine Tornaria hat, sondern sich direct entwickelt, entstehen weiter hinten am Urdarm zwei Paare von Divertikeln, von denen das vordere zum Kragencölom, das hintere zum Rumpfcölom wird (Bateson, Fig. 180 c_{II} u. c_{III}). Ganz ähnlich ist die Entstehung der Cölome im Embryo von Cephalodiscus indicus (nach Schepotieff 1909).

Anders ist die Entstehung dieser Cölomräume bei Dolichoglossus pusillus nach Davis (F. 1908). Hier sollen sich diese zwei Paare von Säckchen von der zuerst entstandenen vorderen Cölomblase (also von der Anlage der Wassergefässblase) nach hinten abschnüren (Fig. 181 c^2 u. c^3). Es würde dann die Cölombildung bei

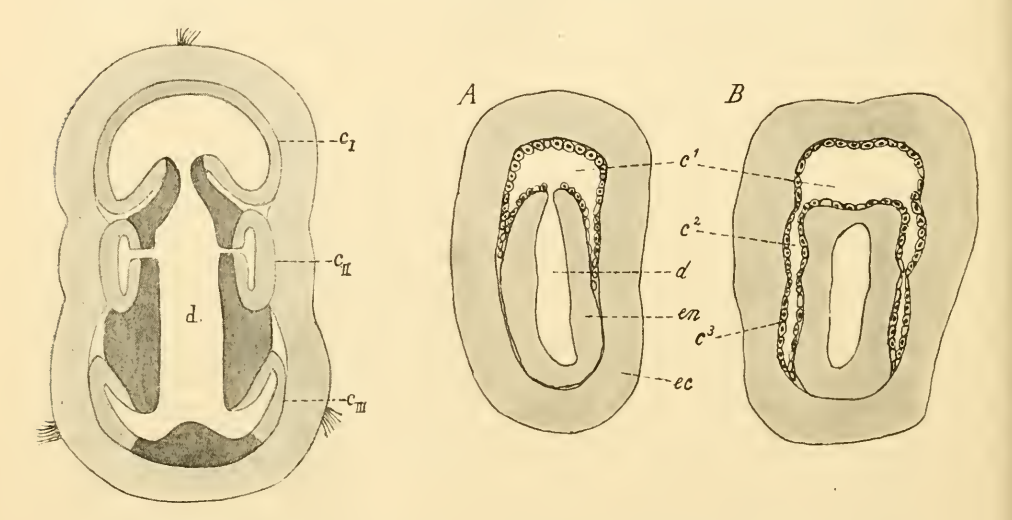


Fig. 180. Fig. 181.

Fig. 180. Schema der Cölombildung bei Balanoglossus Kowalevskii. (Nach Bateson.)

c_I Eichelcölom, c_{II} Kragencölom, c_{III} Rumpfcölom, d Darm.

Fig. 181. Entstehung der Cölomsäcke von Dolichoglossus pusillus. (Nach B. M. Davis.)

c^1 Eichelcölom, c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, d Darm, ec Ectoderm, en Entoderm.

dieser Form, welche sich ebenfalls direct entwickelt (d. h. ohne Tornaria), eine gewisse Aehnlichkeit mit den Umbildungen des Enterocöls bei den meisten Echinodermen gewinnen, wo ja auch von einer ursprünglich vorderen Blase durch Abschnürung drei Paare von Cölomräumen (vorderes Enterocöl, Hydrocöl und hinteres Enterocöl) gebildet werden.

An den jüngsten Tornarien findet sich nur die Anlage des Eichelcöloms (die sogenannte Wassergefässblase). Später finden sich die Anlagen von Kragen- und Rumpfcölom als paarige, flachgedrückte Säckchen im hinteren Theil der Larve, und zwar liegen die Kragencölome dem hintersten Magenabschnitt an, während die Rumpfcölome

das Intestinum (den Enddarm) seitlich umschliessen. Ueber die erste Entstehung dieser Cölompaare sind die verschiedensten Angaben gemacht worden. AGASSIZ und METSCHNIKOFF leiteten sie in mehr unbestimmter Weise durch Divertikelbildung von den entsprechenden Darmabschnitten her, an denen sie gefunden werden. Sichergestellt ist für manche Tornarien die Entstehung der Rumpfcölome durch

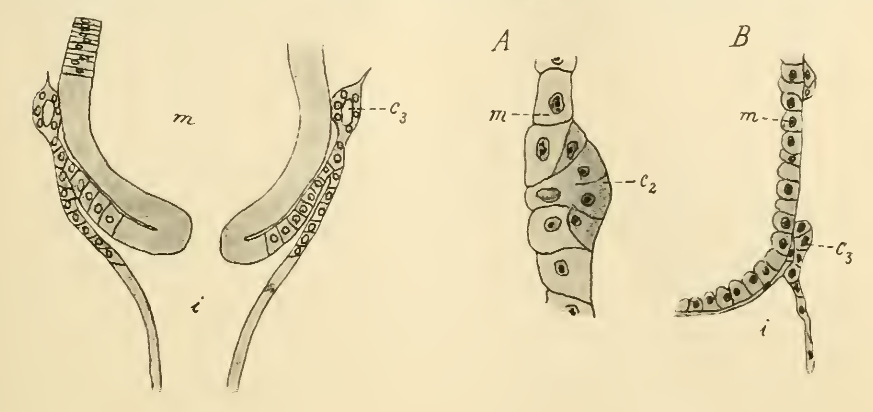


Fig. 182. Frontalschnitt durch den Magen und Enddarm einer Tornaria dubia mit den Anlagen des Rumpfcöloms. (Nach SPENGEL.)
c_3 Rumpfcölom, *i* Intestinum = Enddarm, *m* Magen.

Fig. 183. Cölombildung an der Tornaria von New England. (Nach MORGAN.)
A Entstehung des Kragencöloms als Proliferation von der Magenwand. *B* Entstehung des Rumpfcöloms als solide Ausstülpung des Intestinums. c_2 Kragencölom, c_3 Rumpfcölom, *m* Magenwand, *i* Intestinum.

Divertikelbildung vom Intestinum aus (c_3 in Fig. 182). Eine solche Entstehungsweise wurde von BOURNE und SPENGEL angegeben, und HEIDER konnte sie für die Tornaria von Balanoglossus clavigerus bestätigen. Das Kragencölom, welches etwas später entsteht, wird nach BOURNE und SPENGEL vom Rumpfcölom aus nach vorne abgeschnürt (Fig. 185 *C* c_2).

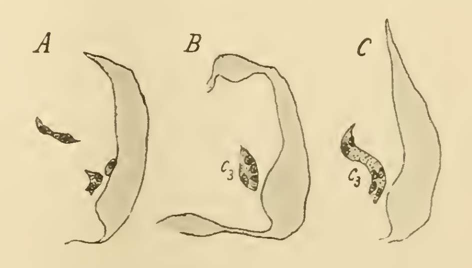


Fig. 184. Drei Schnitte einer Schnittserie durch die Tornaria von den Bahamas. (Nach MORGAN.)
Zeigen die Entstehung des Rumpfcöloms c_3 durch Zusammentreten vereinzelter Mesenchymzellen. *ec* Ectoderm der äusseren Körperwand. Die Verdickung derselben bezieht sich auf den hinteren circulären Wimperreifen der Tornaria.

Während es sich in allen bisher betrachteten Fällen um ein echtes Enterocöl handelt, das in verschiedener Weise durch secundäre Abschnürungen in einzelne Compartimente zerfällt, fand MORGAN (1891 u. 1894) bei anderen Tornarien einen anderen Modus der Bildung dieser Cölome. Bei der Tornaria von New England entsteht das Kragencölom durch paarige Zellwucherung (proliferation) an den

Seiten des Magens (Fig. 183 *A* c_2), das Rumpfcölom durch eine solide Ausstülpung des Intestinums (Fig. 183 *B* c_3). Bei der Tornaria von den Bahama's dagegen entstehen diese Cölomräume in weiter Entfernung von der Darmanlage durch Zusammentreten einzelner Mesenchymzellen (Fig. 184). Es wäre von Interesse, über die erste Herkunft dieser Mesenchymzellen Bestimmteres zu erfahren. Bei der Tornaria von Balanoglossus clavigerus entstammen sie der Wand des Eichelcöloms.

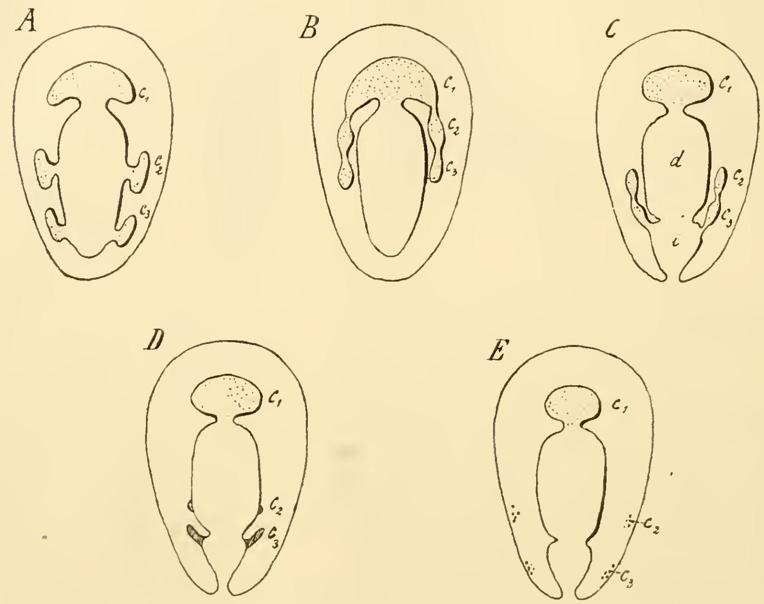


Fig. 185. Fünf Schemen zur Darstellung der verschiedenen Typen der Cölombildung bei den Enteropneusten.
A für Balanoglossus Kowalevskii, nach Bateson.
B für Dolichoglossus pusillus, nach Davis.
C für verschiedene Tornarien nach Bourne und Spengel.
D für die Tornaria von New England, nach Morgan.
E für die Tornaria von den Bahamas, nach Morgan.
c_1 Eichelcölom, c_2 Kragencölom, c_3 Rumpfcölom, *d* Darm, *i* Intestinum.

Wir haben keine Ursache, an der Richtigkeit dieser verschiedenen Angaben zu zweifeln — wenngleich vielleicht in einzelnen Punkten spätere Correcturen eintreten mögen. Wenn wir uns an die derzeit vorliegenden Angaben halten, so zeigt sich, wie ungemein variabel die Cölombildung in einer kleinen, gut begrenzten Gruppe sein kann (vgl. Schema Fig. 185). Die hinteren Cölome, die wohl ursprünglich im Sinne des Bateson'schen Schemas von den hinteren Urdarmabschnitten gebildet wurden (Fig. 185 *A*), finden sich bei Dolichoglossus pusillus an die vordere Cölomblase angeschlossen (Fig. 185 *B*), wie dies auch bei den Echinodermen (mit Ausnahme von Comatula) der Fall ist. Wir finden ferner drei Typen der Cölombildung:

1) durch Divertikelabschnürung vom Urdarm (Fig. 185 *A*, *B* u. *C*),
2) durch solide Zellproliferation (Fig. 185 *D*),
3) durch Zusammentreten von Mesenchymzellen (Fig. 185 *E*).

Der zweite Typus lässt sich leicht auf den ersten zurückführen. Ausstülpung und solide Zellproliferation sind ja Vorgänge, die sich in so vielen Fällen vertreten können. Wir sind gewohnt, diese beiden Typen als wesensgleich zu betrachten. Ihnen schliesst sich der dritte Typus an. Wenn wir uns daran erinnern, dass bei der Ausbildung einer Zellproliferation die Zellen ungemein leicht den Zusammenhang völlig verlieren, so wird eine Anzahl zerstreuter Mesenchymzellen schliesslich dasselbe zu bedeuten haben, wie eine durch Zellproliferation entstehende Anlage.

7. Die Enterocölbildung.

Die Mesodermbildung der Echinodermen schliesst sich im Allgemeinen nahe an die der Enteropneusten an. Auch hier handelt es sich um Abfaltung der Cölomsäcke vom Urdarm. Gleichzeitig wandern Mesenchymzellen in das Blastocöl ein. Die Mesenchymbildung kann hier, wie dies bei den Asteriden der Fall ist, erst nach erfolgter Gastrulation vom Scheitel des Urdarms aus erfolgen, oder aber sie kann schon vor Eintritt der Gastrulation ihren Anfang nehmen. Man bemerkt dann zunächst an jener Stelle, welche bei der später erfolgenden Einstülpung zum Scheitel des Urdarms wird, eine Zelleinwanderung in den Gallertkern. So bei den Echiniden und bei Comatula. Wenn dann bei diesen Formen die Gastrulaeinstülpung vollendet ist, setzt sich die Mesenchymbildung vom Gipfel des Urdarms aus noch eine Zeitlang fort. Man hat dementsprechend bei den Echiniden zwei Phasen der Mesenchymbildung unterschieden (Driesch) und bezeichnet den erstgebildeten Theil von Mesenchymzellen, welcher vor der Gastrulation von den Zellen des vegetativen Poles erzeugt wurde, als primäres Mesenchym; dasselbe ist dazu bestimmt, die kalkbildenden Zellen des Pluteus zu liefern. Die später vom Scheitel des Urdarms entstehenden Mesenchymzellen werden als secundäres Mesenchym zusammengefasst. Es handelt sich hier aber nur um zwei nicht scharf getrennte, zeitlich aufeinanderfolgende Phasen eines und desselben Processes.

Nach erfolgter Mesenchymbildung setzt die Abfaltung der Cölomsäcke ein. Wir finden bei den Echinodermen zwei verschiedene Typen der Cölombildung, von denen der eine bei Comatula, der andere bei allen übrigen Echinodermen realisirt ist. Bei Comatula entstehen die hinteren Cölomtaschen (Lateralscheiben oder Anlagen der definitiven Leibeshöhle) gesondert von der Anlage des Hydrocöls, während bei den übrigen Echinodermen sämmtliche Cölomräume von einer vom Scheitel des Urdarms sich abschnürenden unpaaren Blase (also wie bei Dolichoglossus pusillus p. 282) hervorgebildet werden. Wir betrachten zunächst die etwas complicirten und eigenartigen Verhältnisse von Comatula nach den Angaben Seeliger's (F. 1892).

Bei Comatula (Antedon rosaceus) schliesst sich der Blastoporus vollständig. Dies ist bei den Echinodermen im Allgemeinen selten der Fall, wo ja meist der Urmund direct in den After der Larve übergeht. Es füllt sich nun allmählich das Blastocöl mit Mesenchymzellen. Die geschlossene Urdarmblase wird durch eine ringförmige Einschnürung in zwei hinter einander gelegene etwas ungleich grosse Säcke getheilt. Der grössere vordere Sack (Fig. 186 *A* *d*+) liefert die Anlage des Darmes, des Hydrocöls und des sogenannten

Parietalcanals. (Als Parietalcanal wird bei Comatula jener Raum bezeichnet, welcher sich durch den Dorsalporus nach aussen öffnet und bei den übrigen Echinodermen als linkes vorderes Enterocöl, left anterior enterocoel, bezeichnet wird.) Der hintere, etwas kleinere

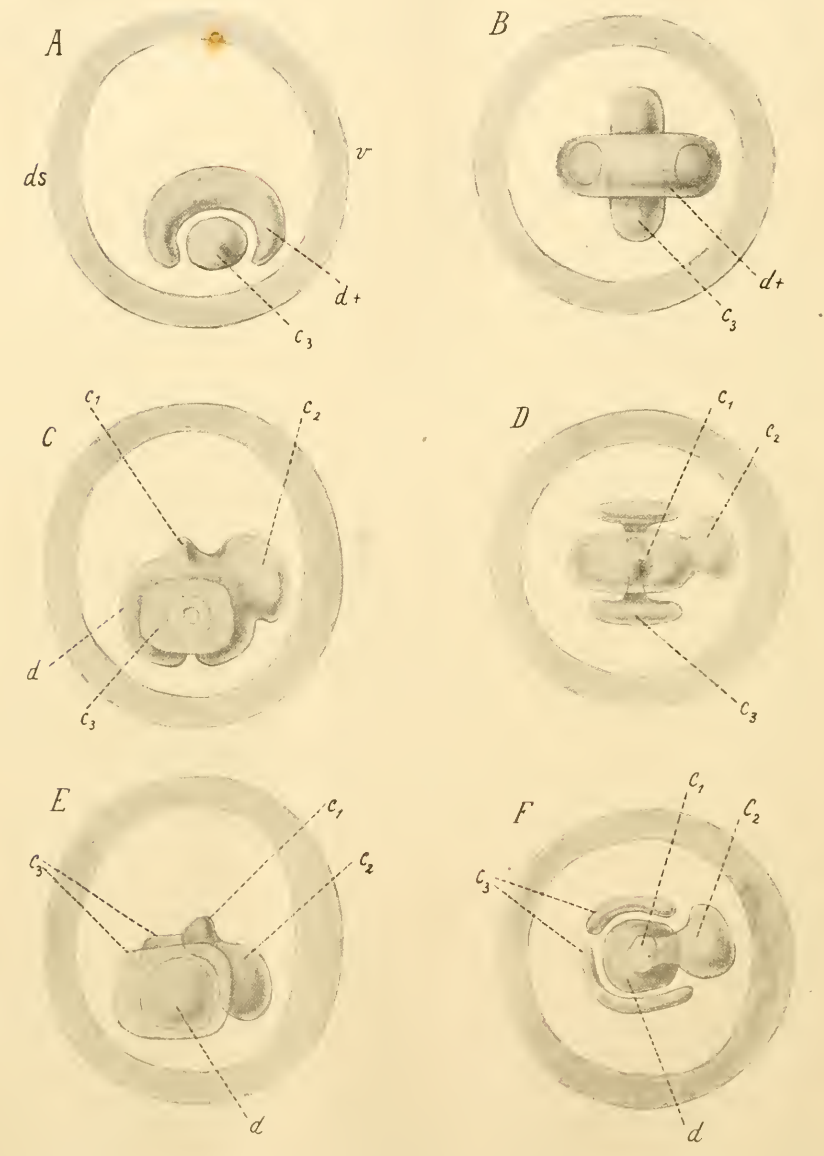


Fig. 186. Schematische Darstellung der Cölombildung bei Comatula. (Nach SEELIGER.) Die Figuren links (*A*, *C* und *E*) stellen Ansichten des Embryos von der rechten Seite gesehen dar, die Figuren rechts (*B*, *D* und *F*) die entsprechenden Ansichten vom animalen Pole. Schematisch.

c_1 vorderstes Cölomsäckchen = Parietalcanal, c_2 mittleres Cölomsäckchen = Hydrocöl, c_3 die beiden hinteren Cölomsäckchen, *d* Darmanlage, *d*+ gemeinsame Anlage von *d*, c_1 und c_2, *v* Ventralseite, *ds* Dorsalseite.

Sack (Fig. 186 *A* c_3) wandelt sich in die beiden hinteren Cölomsäcke (right and left posterior enterocoel) um. Der Embryo lässt schon in diesem Stadium Spuren von bilateraler Symmetrie erkennen, indem die beiden Säcke (wie bereits früher der Urdarm) der Ventralseite etwas näher liegen, als der Dorsalseite (Fig. 186 *A* und *B*). Während die beiden genannten Säcke sich vollständig von einander trennen, ändern sie ihre Gestalt. Der hintere wird zunächst zu einer quergelagerten, von rechts nach links sich erstreckenden Röhre (c_3 in Fig. 186 *B*), während der vordere mit seinen nach hinten gekrümmten Enden die hintere Röhre halbmondförmig (Fig. 186 *A* *d*+) umgreift. Bei der Ansicht vom animalen Pole (Fig. 186 *B*) überkreuzen sich demnach jetzt die beiden Säcke. Etwas später nimmt der hintere Sack Hantelform an. Er besteht nun aus zwei erweiterten Enden (den Anlagen des rechten und linken hinteren Enterocöls) und aus einem immer schmäler werdenden queren Verbindungsgang (c_3 in Fig. 186 *C* u. *D*). Der vordere Sack lässt eine an der Ventralseite und etwas links gelegene Ausbuchtung als Anlage des Hydrocöls (c_2 in Fig. 186 *C* u. *D*) und eine weitere kleine Ausbuchtung vorne als Anlage des Parietalcanals (c_1 in Fig. 186 *C* u. *D*) erkennen. Die späteren Umbildungen lassen sich dahin zusammenfassen, dass der quere Verbindungsgang zwischen dem rechten und linken, hinteren Cölomsack rückgebildet wird (c_3 in Fig. 186 *E* u. *F*). Dann verschmelzen die nach hinten gerichteten Hörner des vorderen Sackes und bilden so die eigentliche Darmanlage (*d* in Fig. 186 *E* u. *F*). Die Hydrocölblase wird mit dem Parietalcanal gemeinsam (c_1 u. c_2 in Fig. 186 *E* u. *F*) von der Darmanlage abgeschnürt. Beide Anlagen trennen sich später von einander. Der Parietalcanal öffnet sich durch den Hydroporus nach aussen. Das Hydrocöl tritt später durch den Steincanal wieder mit dem Hohlraum der Parietalblase in Verbindung.

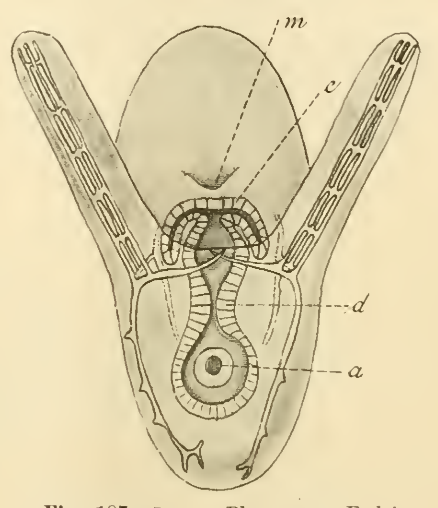


Fig. 187. Junger Pluteus von Echinocyamus pusillus. (Nach THÉEL.) *a* After, *c* Cölomsäckchen, *d* Darm, *m* Mundbucht.

Als Typus der übrigen Echinodermen seien die Echiniden vorgeführt. Hier schnürt sich nach erfolgter Ausbildung des primären und secundären Mesenchyms vom vorderen Ende des Urdarms eine unpaare Enterocölblase ab (*c* in Fig. 187), welche bald in eine rechte und linke Hälfte zerfällt (*c* in Fig. 188 *A* u. *B*). Diese beiden Säckchen geben sodann je ein Säckchen als Anlage des rechten und linken Enterocöls nach hinten ab (c_2 u. cr_2 in Fig. 188 *C*). Wir haben dann vier, in zwei Paaren angeordnete, neben dem Darm (der nun schon die Gliederung in Oesophagus, Magen und Intestinum erkennen lässt) gelegene Säckchen, von denen die beiden vorderen (c_1 u. cr_1 in Fig. 188 *C*) als rechtes und linkes vorderes Enterocöl, die beiden

hinteren (c_2 u. cr_2 in Fig. 188 *C*) als rechtes und linkes hinteres Enterocöl bezeichnet werden. Wir verfolgen zunächst die Umbildungen des linken vorderen Enterocölsäckchens (c_1 in Fig. 188 *C*). Es entwickelt zunächst ein Canälchen, welches mit dem dorso-median gelegenen Hydroporus (*p* Fig. 188 *C*) nach aussen mündet. Dieser Porus wird zum Primärporus der Madreporenplatte. Gleichzeitig schnürt sich vom linken vorderen Enterocöl ein meist anfangs ziemlich dickwandiges Säckchen (*h*) nach hinten ab. Es ist dies die Anlage des Hydrocöls oder des Ambulacralgefässsystems. Der Verbindungsgang zwischen dem Hydrocöl und dem linken vorderen Enterocöl bleibt entweder primär erhalten oder stellt sich nach vollzogener Abschnürung secundär wieder her. Er ist als Anlage des Steincanals zu betrachten. Das linke vordere Enterocöl erhält sich als Ampulle unter der Madreporenplatte. Die beiden hinteren Enterocölblasen liefern die definitive Leibeshöhle des ausgebildeten Echinoderms. Etwas später machen sich auch am rechten vorderen Enterocölsäckchen Spuren ähnlicher Umbildung, wie wir sie für das linke vordere Enterocöl geschildert haben, bemerkbar. Doch tragen sie mehr rudimentären Character. Das endgiltige Schicksal dieser so entstehenden Bildungen scheint noch nicht völlig klargestellt.

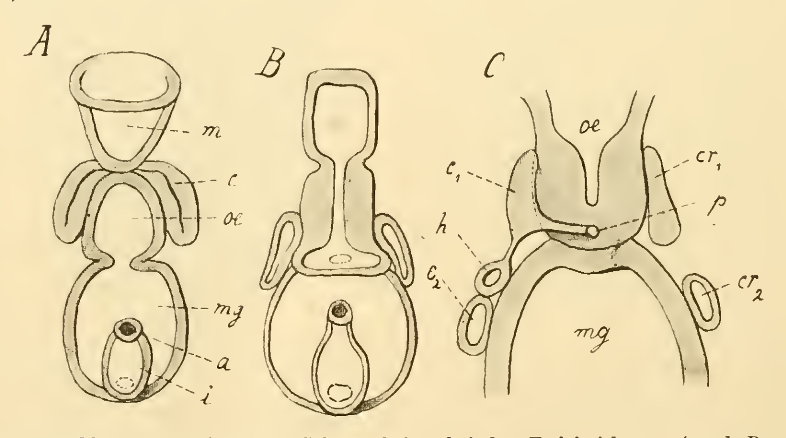


Fig. 188. Umwandlung der Cölomsäckchen bei den Echiniden. *A* und *B* nach Théel, *C* nach Bury, aus Bronn.

a After, *c* Enterocölsäckchen, c_1 linkes vorderes Enterocöl, c_2 linkes hinteres Enterocöl, cr_1 rechtes vorderes Enterocöl, cr_2 rechtes hinteres Enterocöl, *h* linke Hydrocölanlage, *i* Intestinum (Enddarm), *mg* Magen, *m* ectodermale Mundbucht, *oe* Oesophagus.

Im Uebrigen unterliegt die Enterocölbildung der Echinodermen mannigfachen Varianten, auf welche hier nicht näher eingegangen werden soll. Es können die beiden primären Enterocölsäckchen gemeinsam oder aber gesondert vom Urdarm abgeschnürt werden, es tritt oft schon frühzeitig die Asymmetrie der ganzen Anlage sehr deutlich hervor, später machen sich mannigfaltige, oft schwer zu verstehende Umlagerungen der Cölomsäckchen bemerkbar etc.

Ein bekanntes Beispiel der Enterocölbildung liefern die Chätognathen. Die diesbezüglichen Angaben Kowalevsky's und O. Hertwig's haben neuerdings durch Doncaster (F. 1902) gegenüber den Mittheilungen Jourdain's (F. 1892) in allen wesentlichen Punkten

Bestätigung erfahren. Bei diesen Formen ist zunächst die frühzeitige, schon an der Invaginationsgastrula bemerkbare Sonderung der beiden Urgenitalzellen (*g* in Fig. 189 *A*) hervorzuheben, welche, bald durch Theilung auf vier vermehrt, in einer Querreihe im Urdarmlumen gelagert zu finden sind (*g* in Fig. 189 *B*). Von ihnen repräsentiren die zwei mittleren die Anlagen der beiden Hoden, die beiden äusseren dagegen die der beiderseitigen Ovarien. Durch die Ausbildung zweier von vorne nach hinten fortschreitender Falten (Fig. 189 *B*) des Entoderms wird der Urdarm in drei neben einander gelegene Räume getheilt, von denen der mittlere den Mitteldarmraum (*d*), die beiden seitlichen dagegen die beiden Cölomsäcke (*cs*) darstellen. Bezüglich der weiteren Ausbildung dieser beiden Falten ist die Angabe O. Hertwig's hervorzuheben, wonach dieselben nicht bloss von vorne nach hinten auswachsen, sondern gleichzeitig auch von der Ventralseite nach der Dorsalseite, so dass die Abschnürung der Cölomsäcke dorsalwärts später erfolgt als ventralwärts.

Während der Blastoporus sich schliesst, bildet sich am Vorderende die ectodermale Stomodaeumeinstülpung aus (Fig. 189 *C st*). Mit der fortschreitenden Abschnürung der seitlichen Cölomsäcke gerathen die Urgenitalzellen in diese letzteren und es erfolgt später die Theilung des Cöloms in die drei für die ausgebildeten Sagitten characteristischen hinter einander folgenden Compartimente.

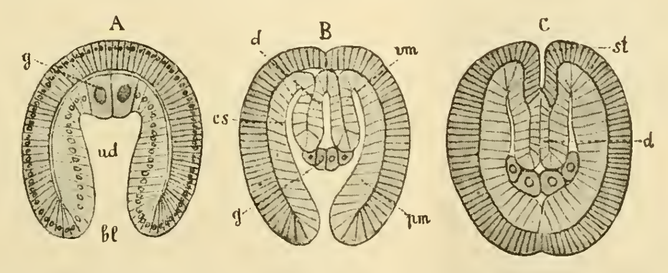


Fig. 189. Cölombildung bei Sagitta, drei aufeinander folgende Stadien im frontalen Längsschnitt. (Nach O. Hertwig, aus Lang's Lehrbuch.)

A Gastrulastadium, *B* beginnende Abfaltung der Cölomsäcke, *C* Verschluss des Blastoporus und Bildung des Stomodaeums. *bl* Blastoporus, *ud* Urdarm, *g* Urzellen der Geschlechtsorgane, *vm* viscerales (splanchnisches), *pm* parietales (somatisches) Blatt des Mesoderms, *d* Mitteldarmanlage, *cs* Cölomsäcke, *st* Stomodaeum (Vorderdarm).

Hier seien die Angaben über die Cölombildung der Brachiopoden angeschlossen, welche man ja früher gerne, den Mittheilungen Kowalevsky's über Argiope folgend (vgl. Spec. Th., 3. Heft, p. 1234), mit den Vorgängen bei Sagitta verglichen hat. Nach den neueren Beobachtungen Conklin's (F. 1902) an Terebratulina septentrionalis sind die Processe hier allerdings etwas eigenartiger Natur, so dass nähere Beziehungen zu den Chätognathen ausgeschlossen zu sein scheinen. Immerhin handelt es sich auch in diesem Falle um typische Enterocölbildung. An der Gastrula von Terebratulina septentrionalis kann man schon frühzeitig, wenn der Blastoporus noch weit geöffnet ist, eine beginnende Einschnürung der Urdarmwand erkennen (vgl. oben Fig. 125 p. 209 *B* bei *x*), durch welche eine Theilung des Urdarms in ein oberes (dem animalen Pol genähertes) und ein unteres Säckchen angebahnt wird. Das obere Säckchen,

welches später im Wachsthum zurückbleibt, stellt die Anlage des Mitteldarms (*d* in Fig. 190) dar, während das untere, bald sich vergrössernde Säckchen der Cölomanlage (*c* in Fig. 190) entspricht. Die Trennung der beiden Säckchen vollzieht sich in der Weise, dass eine Scheidewand von vorne nach hinten ausgebildet wird (Fig. 190 *A*). Die Scheidewand entsteht zuerst an der Vorderseite, greift aber bald halbmondartig auf die Seitenwände des Urdarms über. Bemerkenswerth ist, dass die erste Anlage der Scheidewand allerdings nach Art einer Einfaltung gebildet wird, dass dieselbe aber später nur aus einer einzigen Zellenlage besteht. Daraus ergibt sich, dass, wenn die Trennung des oberen Säckchens von der Cölomanlage sich vollzogen hat, die Cölomsäckchen das Darmsäckchen umfassen, ohne dass ein viscerales Blatt zur Ausbildung gekommen wäre (Fig. 190 *C*). Es erfolgt nun der Verschluss des Blastoporus durch Ausbildung einer in der Richtung von hinten nach vorn sich schliessenden medianen Verwachsungsnaht (Gastrularaphe). Gleichzeitig wird der Embryo in der Richtung der Primäraxe flachgedrückt. Infolge dieser Abflachung rückt das Darmsäckchen zwischen die rechte und linke Partie des Cöloms hinein und auf diese Weise wird der ursprünglich einheitliche Cölomsack in zwei laterale Säcke getheilt, welche aber noch einige Zeit vor und hinter dem Darmsäckchen mit einander zusammenhängen. Man kann sagen, dass die Cölomanlage in diesem Stadium den Darm ringförmig umgiebt. Die vollständige Trennung in eine rechte und linke Cölomhöhle erfolgt durch Anhäufung von Mesenchymzellen, welche schon frühzeitig (Fig. 190 *B*) im Inneren des Cöloms auftreten und sich vor und hinter dem Darm ansammeln. Solche Mesenchymzellen liefern auch das splanchnische Blatt. In späteren Stadien verlieren die Mesodermzellen überhaupt immer mehr den epithelialen Zusammenhang. Während sie mesenchymähnlich werden, werden die Cölomräume fast bis zu völligem Verschwinden eingeengt. Diese Angaben beziehen sich auf die jüngeren Stadien der freischwimmenden Larve. Es ist nicht bekannt, aber vielleicht nicht allzuschwer vorzustellen, wie sich die definitiven Cölomräume der ausgebildeten Form entwickeln.

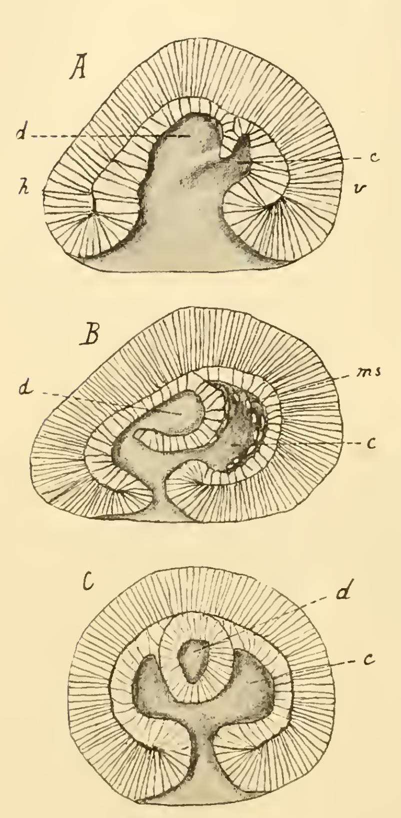


Fig. 190. Cölombildung bei Terebratulina septentrionalis. (Nach Conklin.)

A und *B* im medianen Längsschnitt, *C* im Querschnitt, *c* Cölomsäckchen, *d* Darmsäckchen, *ms* Mesenchymzellen im Cölom, *h* hinten, *v* vorn.

Bei Lingula anatina verliert der Urdarm bald nach Ausbildung des Gastrulastadiums sein Lumen grösstentheils oder vollständig (N. YATSU, F. 1902). Die Cölomanlagen entstehen hier durch solide seitliche Wucherung aus der gemeinsamen mesoentodermalen Zellenmasse. Eine ähnliche Art der Sonderung war schon von KOWALEVSKY für Thecidium angegeben worden, bei welcher Form die Gastrulation nicht nach dem Invaginationstypus abläuft, sondern vielleicht auf polare Einwucherung zu beziehen ist. Bald ist die ganze Furchungshöhle von Zellen des primären Entoderms erfüllt. Diese ordnen sich in drei Zellmassen, in deren Innerem bald je ein Spaltraum auftritt. Der mittlere dieser drei Theile wird zum Mitteldarm, die seitlichen stellen die Cölomsäcke dar.

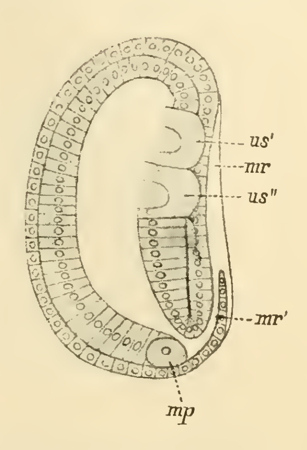


Fig. 191. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit der Anlage von 2 Ursegmenten, Ansicht von der linken Seite. (Nach HATSCHEK.)

mp Grössere Entodermzelle am Neurointestinalcanal, *mr* Medullarrinne, *mr'* Medullarrohr, *us'* erstes Ursegment, *us"* zweites Ursegment.

Als Enterocölbildung muss auch die Mesodermbildung von Amphioxus bezeichnet werden. Es handelt sich hier um das Auftreten von paarigen Urdarmdivertikeln (Fig. 191 *us'*, *us"*, Fig. 192 *mk*), welche bekanntlich ursprünglich an der Dorsalseite des Embryos angelegt werden und später den Darm rings umwachsen. Die Entstehung dieser Urdarmdivertikel fällt in die Zeit bald nach erfolgter Gastrulation, wenn der Embryo bereits eine langgestreckte Gestalt angenommen hat und sich an der abgeflachten Dorsalseite das Medullarrohr auszubilden beginnt (Fig. 191). Der weit nach hinten gerückte und verengte Blastoporusrest wandelt sich in diesem Zeitpunkte in den Neurointestinalcanal um. An der dorsalen Decke des

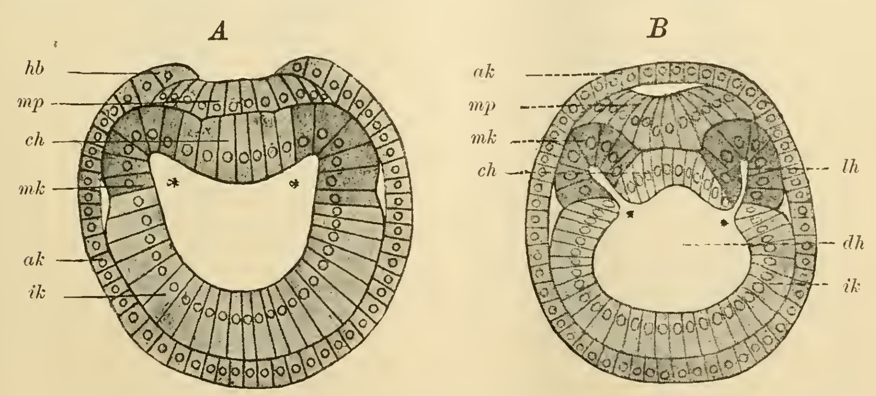


Fig. 192. *A* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentes. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.) *B* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage von 5 Ursegmenten. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *hb* überwachsender Rand des Ectoderms, *ik* Entoderm, *lh* Cölomhöhle, *mk* Ursegment, *mp* Medullarplatte.

Urdarms findet sich ein medianer längs verlaufender Zellstreifen, die Anlage der Chorda dorsalis (*ch* in Fig. 192), welche durch Einfaltung und Abschnürung aus dem genannten Zellstreifen hervorgebildet wird (Fig. 193 und 194). Seitlich von ihm treten zwei längsverlaufende Rinnen auf, die wir als Mesodermbildungsrinnen (bei * * in Fig. 192) bezeichnen. Sie sind bei ihrem ersten Auftreten in den vorderen Partien des Embryos am tiefsten und verlieren sich nach hinten,

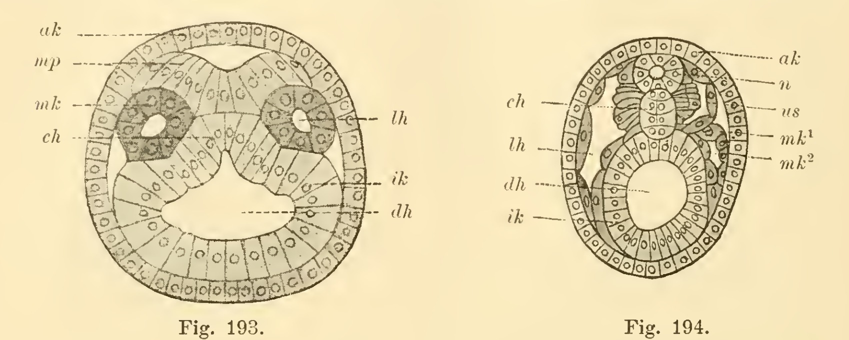


Fig. 193. Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit 5 wohlausgebildeten Ursegmenten. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

Fig. 194. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit 11 Ursegmenten. Der Schnitt hat links nur ein Ursegment, rechts dagegen zwei hintereinanderfolgende getroffen.

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegmentanlagen, *mk'* parietales, mk^2 viscerales Blatt des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *n* Neuralrohr, *us* Ursegment.

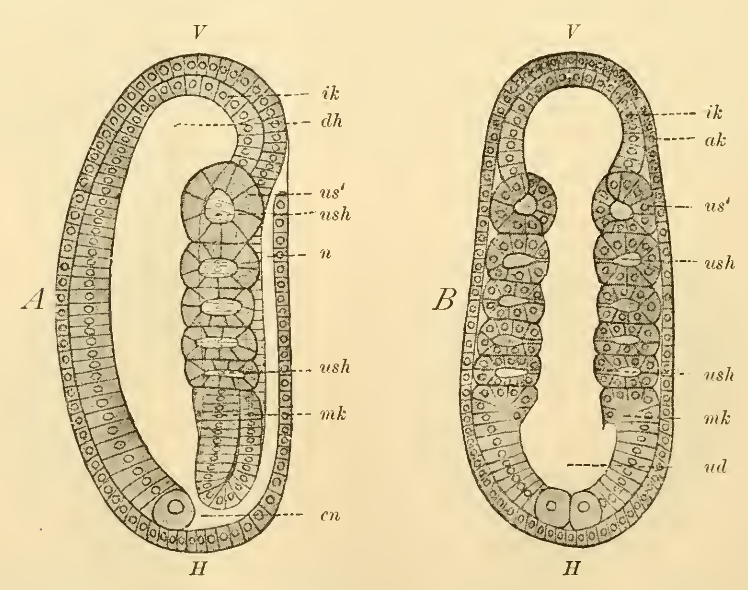


Fig. 195. Amphioxus-Embryo mit 5 Paar Ursegmenten. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG's Lehrbuch.)

A Seitenansicht, *B* Ansicht von der Dorsalseite. *ak* Ectoderm, *cn* Canalis neurentericus, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *mk* Mesodermfalten, *n* Neuralrohr, *ud* Urdarm, *us'* erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle, *V* vorn, *H* hinten.

indem sie sich allmählich verflachen. HATSCHEK glaubte seiner Zeit, diese beiden rinnenförmig eingekrümmten Mesodermbildungszellstreifen nach hinten bis zu zwei am Hinterende des Embryos sich vorfindende Urmesodermzellen verfolgen zu können. Doch haben diese Angaben keine Bestätigung erfahren. Die Urmesodermzellen von Amphioxus existiren nicht und sind daher aus unseren Abbildungen, wo sie sich etwa noch vorfinden, wie in Fig. 191 *mp*, 195, 196 *mp*, wegzudenken. Es treten nun im Bereiche des vorderen Endes dieser beiden Mesodermbildungsrinnen paarige, nach der Dorsalseite emporwachsende Buchten oder Ausstülpungen auf, welche die erste Anlage der Ursegmente darstellen. Diese Buchten sind Anfangs nur gering an Zahl (Fig. 191 *us' us''*); sie werden bald zahlreicher, indem sich hinter den erstgebildeten immer neue hinzubilden (Fig. 195, 196). Sie schnüren sich nun vom Urdarm (Fig. 192 *B* und 193) ab und werden so zu paarigen, geschlossenen, bald etwas asymmetrisch angeordneten Cölomsäckchen, welche sich vergrössern und als Ursegmente die Seitentheile des Embryos einnehmen (Fig. 194 *lh*).

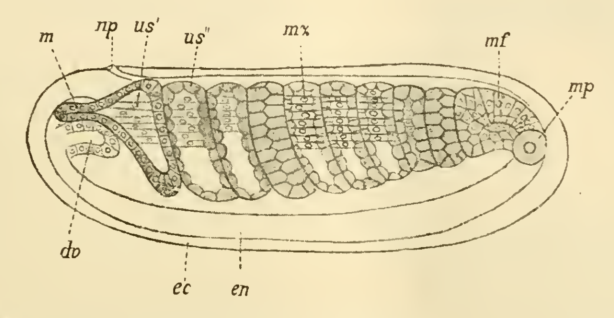


Fig. 196. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit 9 Ursegmenten. (Nach HATSCHEK.) Im 5.—7. Ursegmente sind die Muskelbildungszellen (*mz*) eingezeichnet.
dv vorderes Entodermdivertikel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Kopffortsatz des ersten Ursegmentes, *mf* Mesodermfalten, *mp* vergrösserte Entodermzelle, *mz* Muskelbildungszellen, *np* Neuroporus, *us'* erstes Ursegment, *us''* zweites Ursegment.

Die weiteren Umbildungen der Cölomsäckchen (Trennung von Myocöl und Splanchnocöl etc.) haben uns hier nicht zu beschäftigen. Von den Ursegmenten nimmt das vorderste Paar eine gewisse Sonderstellung ein. Es liefert die in den Metapleuralfalten gelegenen Faltenhöhlen (obere Faltenhöhle von HATSCHEK) und die nach vorn in das Rostrum sich erstreckenden lateralen Rostralhöhlen (*m* in Fig. 196). Dem System der Cölombildungen von Amphioxus sind vermuthlich auch die beiden „vorderen Entodermsäckchen" HATSCHEK's zuzurechnen (*dv* Fig. 196), welche sich nach MC BRIDE gemeinsam vom vorderen Urdarmende abschnüren. Von ihnen wird das linke später zum sogenannten Räderorgan des Mundes, während sich aus dem rechten die ventrale Rostralhöhle hervorbildet.

8. Die Cölombildung durch solide Einwucherung.

Die Entstehung von Cölomsäcken durch Abfaltung vom Urdarm kann in vielen Fällen durch eine solide Einwucherung vertreten sein. Wir haben bereits oben p. 283 erwähnt, dass bei der Tornaria von New England nach MORGAN die Kragenhöhle und die Rumpf-

höhle durch paarige, Anfangs solide Einwucherungsprocesse ihren Ursprung nimmt. Auch für die anderen Tornarien ist aus den Angaben von Spengel zu ersehen, dass sich in der Entwicklung des Rumpfcöloms vielfach Divertikelbildung und eine ursprünglich mehr solide Art der Proliferation ohne eigentliches Lumen vertreten können. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Echinodermen. Bei Ophiothrix fragilis haben nach H. E. Ziegler die beiden Cölomanlagen ursprünglich kein Lumen. Sie bestehen aus einem compacten Zellenklumpen, der Anfangs nur aus ganz wenig Zellen zusammengesetzt ist. Auch bei den Brachiopoden sind — wie wir oben erwähnt haben (p. 291) — Fälle bekannt, in denen die Cölomsäcke aus einer ursprünglich soliden Zellmasse hervorgehen (Lingula, Thecidium).

Als solide Einwucherung ist auch die Mesodermbildung der Tunicaten aufzufassen. Wir kommen unten noch ausführlich auf die Keimblätterbildung der Ascidien zurück. Hier sei bloss erwähnt, dass die Angaben Van Beneden's und Julin's, wonach bei Clavellina sich Spuren einer Mesodermabfaltung (ähnlich der von Amphioxus) vorfinden sollten, durch die späteren Untersuchungen (von Seeliger und Davidoff angefangen bis auf Castle und Conklin) keine Bestätigung erfahren haben. Die Mesodermanlage wird hier als solide Zellmasse vom Urdarm abgetrennt. Nur theoretisch können diese Vorgänge an die von Amphioxus angeschlossen gedacht werden.

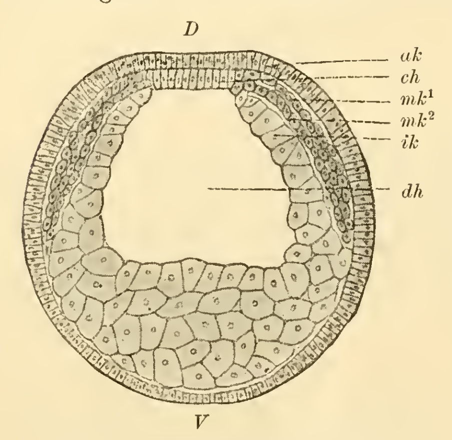


Fig. 197. Querschnitt durch einen Triton-Embryo. (Nach O. Hertwig.) *ak* Ectoderm, *ik* Entoderm, mk^1, mk^2 parietales und viscerales Blatt des Mesoderms, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *D* dorsal, *V* ventral.

Hier sei auch in aller Kürze die Mesodermbildung der Vertebraten erwähnt, die man vielleicht am besten auf eine solide Einwucherung beziehen kann. Die Untersuchungen O. Hertwig's am Amphibienei, durch welche zuerst die Vorgänge der Mesoderm- und Cölombildung bei den holoblastischen Vertebratenformen auf das Schema von Amphioxus zurückgeführt wurden, können als allgemein bekannt gelten. Am nächsten schliessen sich an die Verhältnisse des Amphioxusembryos die Bilder an, welche entsprechende Entwicklungsstadien der Tritonen liefern. Wir sehen an einem Querschnitte durch ein Tritonei (Fig. 197) das Darmlumen (*dh*) etwas eingeengt, indem die ventrale Darmwand aus einer mehrzelligen, mächtigen, dotterreichen Schicht besteht. Von hier aus setzt sich die Anlage des Darmdrüsenblattes (Enteroderms) nach der Dorsalseite zu jederseits fort (*ik*), bis es die dorsal gelegene Chordaanlage (*ch*) fast berührt. Doch findet sich an dieser Stelle jederseits eine kleine Unterbrechung, welche uns die Einwucherungsstelle kennzeichnet, von der die Bildung der seitlich gelegenen Cölomsäcke ihren Ausgangspunkt genommen hat. Die letzteren erscheinen hier in der Gestalt zweier mehrschichtiger solider Zellmassen, welche sich zu den Seiten des Embryos

zwischen dem Ectoderm und dem Darmdrüsenblatt oder Enteroderm ausdehnen. Doch kann man stellenweise oder in Spuren eine spaltförmige Trennung dieser Zellmassen in ein äusseres somatisches (mk^1) und ein inneres splanchnisches (mk^2) Blatt angedeutet erkennen. Noch klarer sprechen vielleicht die Verhältnisse an einem weiter hinten durch den noch nicht völlig zum Verschluss gekommenen Urmund gelegten Querschnitte (Fig. 198). Der Urmund, in welchen ein kleiner Rest des Dotterpfropfes hineinragt, setzt sich hier direkt in zwei seitliche Höhlen fort, welche als Hohlräume der Cölomsäcke zu betrachten sind.

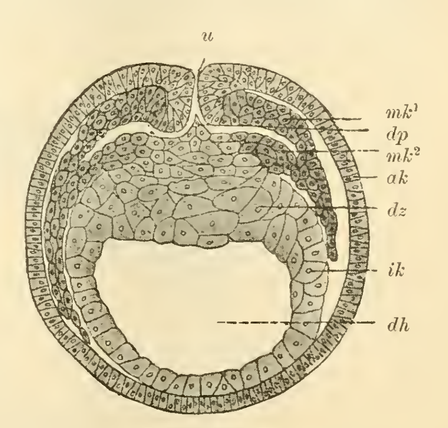


Fig. 198. Querschnitt durch den verengten Urmund eines Triton-Embryos. (Nach O. Hertwig.)
ak Ectoderm, *ik* Entoderm, mk^1 mk^2 parietales und viscerales Blatt des Mesoderms, *u* Urmund, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *dh* Darmhöhle.

Während bei Amphioxus die Cölomanlage von Anfang an in hintereinander folgende Ursegmente gegliedert erscheint, macht sich bei den Vertebraten die Gliederung der Mesodermanlage erst später bei dem Auftreten der sogenannten Urwirbel bemerkbar.

Zur Verdeutlichung der Mesodermabtrennung bei den Tritonen mögen noch die Querschnitte der Fig. 199 dienen, welche sich auf ein etwas späteres Stadium zur Zeit der Ausbildung der Medullarwülste beziehen. Fig. 199 *A* zeigt uns als dorsale Ectodermverdickung die Anlage der Medullarplatte (*mp*). Darunter findet sich in der Mitte die quer eingekrümmte Chordaanlage (*ch*). Zwischen dieser und den Zellen des Enteroderms (*ik*) bemerken wir jederseits noch den Einwucherungsspalt, von welchem die Mesodermbildung ausgegangen ist. Die beiden Schnitte Fig. 199 *B* und *C* zeigen uns dann, wie die Chordaanlage sich als solider Stab consolidirt und gleichzeitig, wie die unter ihr befindliche Lücke im Bereiche des Enteroderms durch Zusammenrücken der seitlichen Ränder geschlossen wird. Das Mesoderm ist nun schon deutlich zweischichtig geworden, die Leibeshöhle (*lh*) zwischen beiden Schichten ist gut zu erkennen.

Wir haben oben (p. 247) ausgeführt, dass wir bei den Amphibien in den späteren Stadien der Gastrulation eine ringförmige, von dem Dotterpfropf erfüllte Gastrulahöhle vorfinden (vgl. Fig. 158 *C* und *D*). Die so gebildete Einstülpungshöhle ist im Umkreis des Ringes von sehr verschiedener Tiefe; unter der anterodorsalen Urmundlippe ist sie zu einer mächtigen Bucht geworden, aus welcher die Hauptmasse der späteren Darmanlage hervorgeht, während sie im übrigen Umkreise wenig vertieft erscheint. Im Bereiche dieser anterodorsalen Bucht entwickelt sich unter der Medullarplatte die Chordaanlage und zu ihren beiden Seiten jener Theil der Mesodermanlage, welche wir mit Rabl als das gastrale Mesoderm bezeichnen können. Aber die Mesodermbildung setzt sich auf die übrigen Theile der ringförmigen Einstülpung fort, so dass im ganzen Umkreise des Blastoporus Meso-

derm geliefert wird. Letzteren Theil des Mesoderms hat RABL als das peristomale bezeichnet.

Die Auffassung von O. HERTWIG, wonach die Mesodermbildung bei den Amphibien als ein der Abfaltung der Cölomsäcke von Amphioxus vergleichbarer Einwucherungsprocess zu betrachten ist, hat bisher noch nicht allgemeine Zustimmung gefunden, obgleich sie nach unserer Ansicht durchaus berechtigt und wohlbegründet ist.

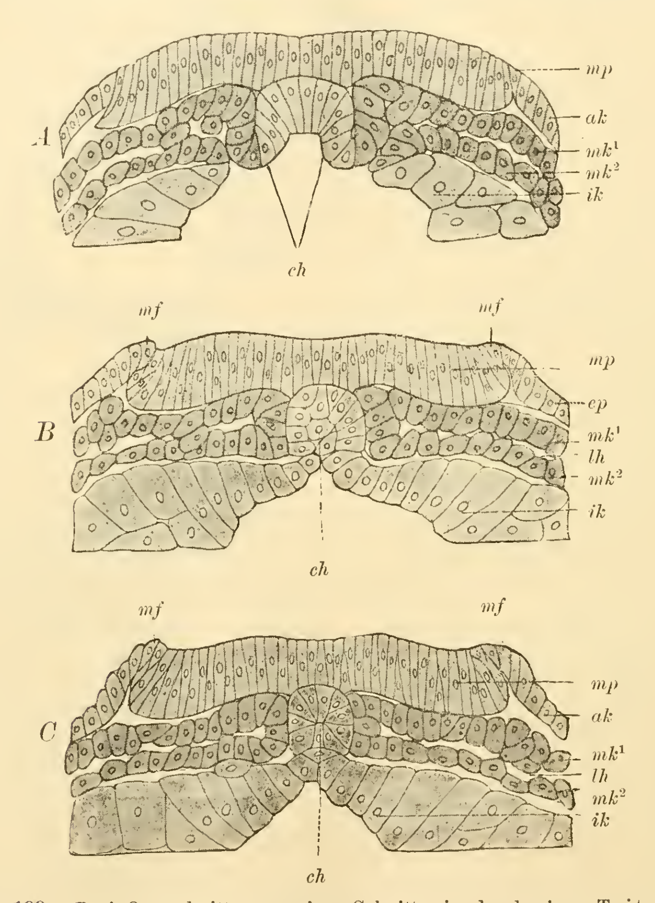


Fig. 199. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo mit beginnender Bildung der Medullarwülste. (Nach O. HERTWIG.)

ak Ectoderm, *ik* Entoderm, mk^1 Somatopleura, mk^2 Splanchnopleura, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarfalten, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Es hängt dies damit zusammen, dass bei vielen Holoblastiern die Sonderungsvorgänge der Keimblätter recht undeutlich sind und vielfach mehr auf eine Art Delamination, denn auf eine Einwucherung hindeuten. Es mag gestattet sein, diesbezüglich das Froschei als Beispiel herbeizuziehen. Bei diesem trennt sich in den vorderen Partien des Embryos das Darmdrüsenblatt (Enteroderm) durch einen einfachen Abspaltungsprocess von der Mesodermzellschicht ab (Fig. 200), und in ähnlicher Weise wird auch die Chordaanlage von der Schicht

der Enterodermzellen abgetrennt. Wenn wir aber weiter nach hinten gelegene Querschnitte untersuchen (Fig. 201), so erkennen wir, dass jene Partie des Enteroderms, welche sich von der Chorda abspaltet, mit den seitlichen Enterodermpartien nicht direct zusammenhängt, sondern dass sich zwischen beide jederseits eine rinnenförmige Ein-

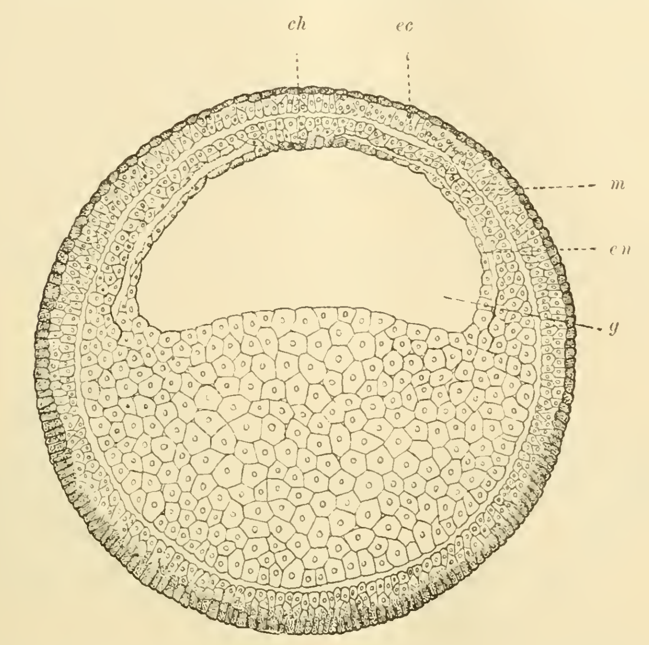


Fig. 200. Querschnitt durch eine Gastrula von Rana fusca mit weitem, kreisförmigem Blastoporus, der auf dem Schnitte nicht getroffen ist. Die Trennung zwischen Mesoderm und Enteroderm wird erkennbar. (Nach SCHWINK, aus ZIEGLER's Lehrbuch.)
ch Chordaanlage *ec* Ectoderm, *en* Enteroderm, *m* Mesoderm, *g* Gastrulahöhle.

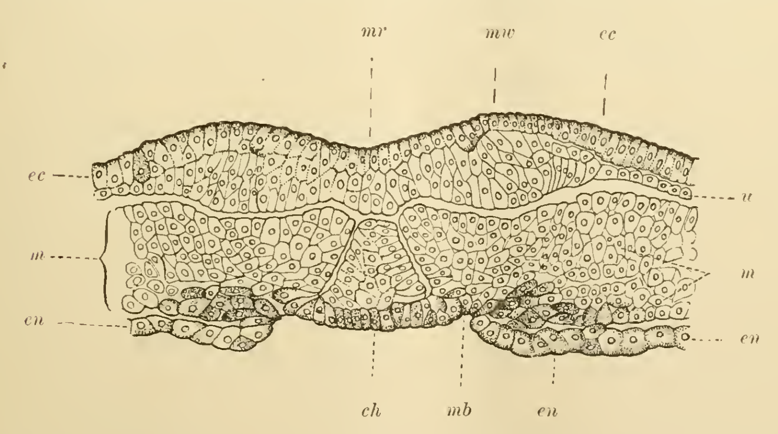


Fig. 201. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca zur Zeit der Bildung der Medullarwülste. Der Schnitt betrifft die hintere Hälfte des Embryos. (Nach SCHWINK, aus ZIEGLER's Lehrbuch.)
ch Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Enteroderm, *m* Mesoderm, *mb* Mesodermbildungsrinne, *mr* Medullarrinne, *mw* Medullarwülste, *u* untere Zellschicht des Ectoderms.

wucherungsstelle, die Mesodermbildungsrinne (*mb*) einschiebt. Es sind sonach auch hier wenigstens Spuren jener Bildungsweise zu erkennen, welche bei den Tritonen in deutlicherer Weise den Anschluss an die Verhältnisse von Amphioxus bemerken lässt.

Die Art der Mesodermbildung im Selachierembryo schliesst sich hier direkt an. Wir erkennen an einem Querschnitt durch die centralen Partien einer Keimscheibe im Stadium *B* (Fig. 202) unter der Medullarrinne die noch flächenhafte Chordaanlage (*ch*) und zu ihren beiden Seiten die Mesodermbildungsrinnen (**), von denen die Einwucherung des Mesoderms (*mk*[1]) ausgeht. Es werden auf diese Weise zwei neben der Chorda verlaufende Mesodermstreifen gebildet. Dieselben repräsentiren das gastrale Mesoderm Rabl's (axiale Mesoderm nach H. E. Ziegler). Wir haben oben ausgeführt, dass die unter dem Embryonalschild befindliche Gastralbucht der Selachier (axiale Gastralhöhle von Ziegler) sich direct in eine sichelförmige, den hinteren und seitlichen Rand der Keimscheibe unterwühlende

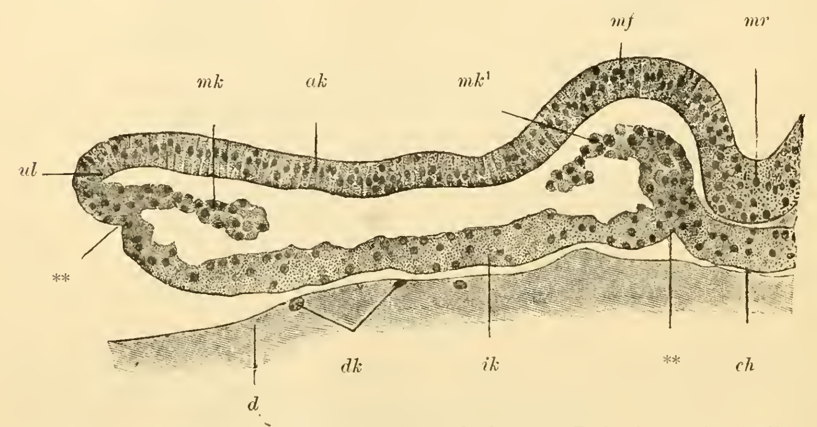


Fig. 202. Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Pristiurus im Stadium *B*. (Nach Rabl aus O. Hertwig's Lehrbuch.)

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *d* Dotter, *dk* Dotterkerne, *ik* Enteroderm, *mf* Medullarfalte, *mk* peristomaler Mesoblast, *mk*[1] gastraler Mesoblast, *mr* Medullarrinne, *ul* Urmundlippe, ** Mesodermbildungsrinne.

Rinne fortsetzt, welche wir mit Ziegler als periphere Gastralhöhle bezeichnet haben (p. 256, vgl. auch Fig. 167). Auch im Bereiche dieser peripheren Gastralhöhle findet Mesodermeinwucherung längs einer daselbst vorfindlichen Mesodermbildungsrinne (** bei *ul*) statt. Hier bildet sich (*mk*) das peristomale Mesoderm Rabl's (periphere Mesoderm Ziegler's), welches nach vorne direct in jene am Vorderrande, von dem subblastocölen Entoderm abgespaltene Mesodermschicht des Randwulstes übergeht, von welcher in späteren Stadien die Blutinseln gebildet werden. Es findet sonach bei den Selachiern am ganzen Keimscheibenrande Mesodermbildung statt: am Vorderrande und an den vorderen Partien der Seitenränder durch Abspaltung von subblastocölem Entoderm, weiter hinten an den Seitenrändern und am Hinterrande durch Einwucherung von der Mesodermbildungsrinne in der peripheren Gastralhöhle. Hierzu kommt ferner noch das axiale (gastrale) Mesoderm der eigentlichen Embryonalanlage. Mit diesen kurzen Bemerkungen über die Mesoderm-

bildung bei den Vertebraten wollen wir hier abschliessen. Eine eingehendere Darstellung liegt nicht im Rahmen dieses Werkes. Sie ist in verschiedenen Lehr- und Handbüchern der neueren Zeit (O. HERTWIG und H. E. ZIEGLER) von berufener Seite geliefert worden.

9. Cölombildung durch Zusammentreten von Mesenchymzellen.

Die Entstehung von Cölomsäcken durch Zusammentreten von ursprünglich freien oder vereinzelten Mesenchymzellen scheint im Allgemeinen ein ziemlich seltenes Vorkommniss zu sein. Wir haben oben (p. 284) darauf hingewiesen, dass nach MORGAN die Anlagen der paarigen Kragen- und Rumpfcölome bei der Tornaria von den Bahamas auf diese Weise entstehen.

Der bestuntersuchteste, hierher zu beziehende Fall betrifft Phoronis, deren Entwicklung in neuerer Zeit zum Gegenstande zahlreicher Untersuchungen gemacht worden ist. Wir erwähnen die Arbeiten von CALDWELL (S. 1885), MASTERMAN 1900, IKEDA 1901, DE SELYS-LONGCHAMPS 1902, 1904, 1907, E. SCHULTZ 1897, ROULE 1890, 1900, MENON 1902, GOODRICH 1903, COWLES 1904, SHEARER 1906, SCHEPOTIEFF 1906, sowie von BROOKS und COWLES 1906.

CALDWELL (vgl. Spec. Th., p. 1179 u. 1180 im 3. Heft der 1. Aufl.) liess bei Phoronis das Mesoderm aus zwei Paaren von Divertikeln und einem zwischen ihnen gelegenen Wucherungsstreifen (Primitivrinne) hervorgehen. Das vordere Paar sollte dem Urdarm angehören, während sich das hintere Paar von aussen einstülpen sollte. Es hat sich aber herausgestellt, dass die hintere frühzeitig paarig werdende Einstülpung die Anlage der Niere von Actinotrocha darstellt, aus welcher die definitive Niere von Phoronis hervorgeht. Auch das Vorhandensein des vorderen (dem Urdarm angehörigen) Divertikelpaares ist recht zweifelhaft, wenngleich IKEDA etwas gesehen hat, was man darauf beziehen könnte. Allerdings handelt es sich bei den Beobachtungen IKEDA's mehr um eine paarige, solide Proliferationsstelle, als um ein Paar von wirklichen Cölomdivertikeln.

Nach MASTERMAN sollten 5 Cölomdivertikel vom Urdarm abgeschnürt werden, von denen das vorderste unpaare die Epistomhöhle, das erste Paar die Lophophorhöhle und das zweite oder hintere Paar die Rumpfhöhle von Phoronis liefern sollte. Diese Form würde sodann nach der Gliederung ihres Cöloms den Enteropneusten sich nähern. Doch scheinen die Angaben dieses Autors irrthümlich zu sein. Im Allgemeinen werden wir aussprechen dürfen, dass die Mesodermbildung bei Phoronis nicht durch Ausbildung von Urdarmdivertikeln, auch nicht durch Entwicklung von Proliferationsstellen, welche auf Urdarmdivertikel zu beziehen oder zurückzuführen sind, erfolgt. Die Mesodermbildung bei Phoronis ist eine zerstreut mesenchymatische.

Bevor wir auf die Entwicklung des Mesoderms bei Phoronis eingehen, wird es dienlich sein, die Verhältnisse der Leibeshöhle bei der ausgebildeten Form und bei der Actinotrocha kurz zu betrachten. Wir finden bei der ausgebildeten Phoronis zwei Cölomcompartimente, welche durch ein queres Septum von einander geschieden sind. Das vordere Compartiment soll als Lophophorhöhle bezeichnet werden. Es entsendet Fortsätze in die Tentakel und in das

Epistom. Es erscheint nicht gerechtfertigt, die Epistomhöhle als ein gesondertes Cölomsäckchen zu betrachten, da sie von der übrigen Lophophorhöhle nur ganz unvollständig (durch die Andeutung eines unvollständigen Septums) abgetrennt ist. Das hintere, bei weitem umfangreichere Cölomcompartiment stellt die Rumpfhöhle dar, welche durch ein längs-median verlaufendes und zwei laterale Mesenterien, die an den Darm herantreten, unvollständig in mehrere Unterabtheilungen zerfällt.

Auch bei der Actinotrocha finden wir zwei hinter einander gelegene Leibeshöhlenräume (Fig. 205), welche durch ein Querseptum (*sep*) von einander geschieden sind. Letzteres verläuft hier entsprechend dem Ansatz der Larvententakel (*t*) schräg von hinten nach vorn. Die Ansatzstelle dieses Septums entspricht hier ungefähr den Insertionsstellen der larvalen Tentakel, genauer gesagt, verläuft sie etwas hinter diesen Insertionsstellen. Die vor dem Septum gelegene präseptale Höhle (*ph*), welche sich in die larvalen Tentakel fortsetzt, ist zum Theil von mesenchymatischem Gewebe erfüllt. Eine Scheidung dieser Höhle in zwei gesonderte Abschnitte (welche von Masterman als Höhle des Präorallappens und des Kragens unterschieden wurden) lässt sich nicht durchführen, da das in Frage

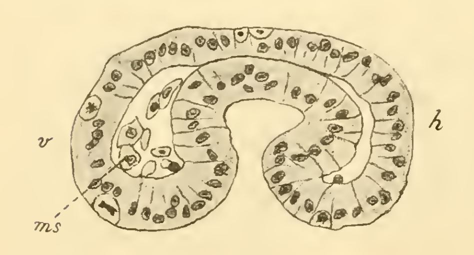


Fig. 203. Schrägschnitt durch eine Gastrula von Phoronis Sabatieri. (Nach De Selys-Longchamps.)
ms Mesenchymzellen, *v* vorn, *h* hinten.
Man vergleiche Fig. 688 auf p. 1179 im 3. Hefte des Speciellen Theiles, 1. Aufl. dieses Werkes.

kommende, zwischen Scheitelplatte und Oesophagus sich ausdehnende Septum (*s*) nach Ikeda nur ganz unvollständig ist. Es sei schon jetzt hervorgehoben, dass dieser ganze einheitliche, präseptale Abschnitt der Leibeshöhle von Actinotrocha zu einem Blutraum, dem lophophoralen Ringgefäss der ausgebildeten Form, wird. Der zweite, hinter dem Septum gelegene Abschnitt der Leibeshöhle hat typischen Cölomcharakter (*rh* in Fig. 205). Er ist die Anlage des Rumpfcöloms, in welchem frühzeitig ein ventrales Mesenterium (*ms*) auftritt, und erhält sich als Rumpfcölom der ausgebildeten Phoronis.

Phoronis besitzt eine Invaginationsgastrula (vgl. Fig. 124, p. 209). In diesem Stadium wandern einzelne Entodermzellen ins Blastocöl und werden zu Mesenchymzellen (*ms* in Fig. 203). Dies ist die Anlage des Mesoderms. Die Einwanderung der Mesenchymzellen scheint in der Nähe des Urmundrandes besonders intensiv vor sich zu gehen, hauptsächlich in den vorderen Partien desselben. Der Blastoporus schliesst sich, wie bei den Anneliden, in der Richtung von hinten nach vorn durch Ausbildung einer medianen Gastrularaphe, welche eine Zeitlang als ventrale Rinne kenntlich bleibt. Auch von dieser Rinne aus scheinen noch Mesenchymzellen ins Blastocöl einzuwandern. Der verengte, vordere Blastoporusrest geht in die Schlundpforte über.

Von manchen Autoren, so von Metschnikoff, Foettinger und Schultz wurden schon im Blastulastadium einige kleine, zellähnliche Körper in der Furchungshöhle gesehen. Die Bedeutung derselben ist noch unklar; mit der Mesodermbildung haben sie nichts zu thun. Möglicherweise handelt es sich um zerfallende Richtungskörperchen, welche hier, wie bei anderen Formen schliesslich ins Blastocöl gerathen.

Die Mesenchymzellen, welche sich anfangs zerstreut im Blastocöl des Embryos vorfinden, haben frühzeitig die Neigung, sich der Innenfläche des Ectoderms anzulegen (Fig. 204). Später legen sie sich in ähnlicher Weise auch an den Darmkanal an. Es werden auf diese Weise die epithelialen Lagen der Somatopleura und Splanchnopleura gebildet. Ihre Ausbildung beginnt nahe dem hinteren, analen Ende des Embryos und schreitet von dort nach vorne vor. Es kommen auf diese Weise die Cölomräume der Actinotrocha zur Entwicklung.

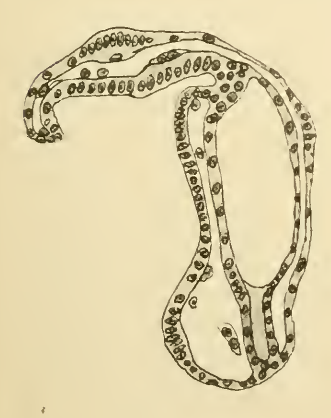


Fig. 204.

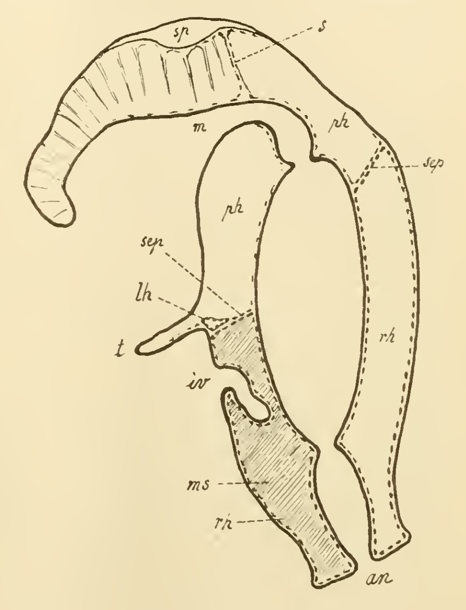


Fig. 205.

Fig. 204. Medianschnitt durch eine junge Actinotrocha (branchiata) von Phoronis Mülleri. (Nach De Selys-Longchamps.)

Fig. 205. Annähernder Medianschnitt durch Actinotrocha. Schema im Anschlusse an De Selys-Longchamps.

an After, *iv* Einstülpung zur Bildung der späteren Leibeswand, *lh* Anlage der Lophophorhöhle, *m* Mund, *ms* ventrales Mesenterium, *ph* präseptale Höhle, *rh* Rumpfhöhle, *s* rudimentäres Septum zwischen Scheitelplatte und Oesophagus, *sep* Septum, *sp* Scheitelplatte, *t* larvaler Tentakel.

Das Rumpfcölom der Actinotrocha geht — wie erwähnt — in das Rumpfcölom der ausgebildeten Form über. Das präseptale Cölom dagegen, in welches das am Darm nach vorne ziehende dorsale Blutgefäss der Actinotrocha einmündet, wird zu einem Blutraum (lophophorales Ringgefäss). Die Lophophorhöhle (*lh* in Fig. 205) der ausgebildeten Form ist eine Neubildung und entsteht als ein Spaltraum im Mesoderm an der Tentakelbasis (Ikeda).

Ob die hier geschilderte Art der Cölombildung — die Ausbildung der Cölomwände durch Zusammentreten von Mesenchymzellen, die

Entstehung von Cölomhöhlen aus Räumen, welche in letzter Linie auf das Blastocöl zurückgehen — einem primären Verhalten entspricht, wird Manchem wohl zweifelhaft erscheinen. Wir werden in diesen Zweifeln bestärkt, wenn wir sehen, dass nach den Angaben von Morgan bei der Tornaria von den Bahamas das Kragen- und Rumpfcölom auf ähnliche Weise gebildet wird, während diese Anlagen bei den übrigen Enteropneusten durch Abfaltung oder Proliferation vom Urdarm aus gebildet werden. Zweifelhaft kann die Sache für Phoronis nicht sein, da für diese Form die verlässlichen Angaben von Ikeda und De Selys-Longchamps vorliegen. Wir müssen uns mit der Thatsache abfinden und können nur vermuthen, dass vielleicht bei Phoronis ebenso, wie offenbar bei der erwähnten Tornaria von den Bahamas eine secundär abgeänderte Form der Cölombildung vorliegt.

10. Allgemeines über das Mesoderm.

Seitdem H. E. Ziegler sein klares und durchdachtes Referat „über den derzeitigen Stand der Cölomfrage“ 1898 gehalten hat, sind einige Arbeiten erschienen, durch welche sich der Stand der Mesodermfrage nicht unwesentlich verschoben hat. Von besonderer Bedeutung erscheint die Erkenntniss, dass bei Anneliden und Mollusken ein larvales, dem Ectoderm entstammendes Mesenchym von den der Zelle 4*d* entstammenden Mesodermstreifen zu trennen ist und ferner, dass die Turbellarien nach den von Surface für Planocera gemachten Angaben, sich in diesen, wie in allen anderen wichtigen Punkten der Entwicklung auf das engste an die Anneliden und Mollusken anschliessen. Bresslau 1909 hat für Convoluta einen Furchungsmodus festgestellt, der zwar eigenartig modificirt, aber doch im Wesentlichen auf die Verhältnisse von Planocera zu beziehen ist und uns vielleicht zu Aufklärungen über die Furchungsweise der Nematoden verhelfen kann. So erfreuliche Perspectiven uns diese wichtigen Untersuchungen eröffnen, so empfinden wir derzeit doch noch eine empfindliche Lücke in unseren Kenntnissen, die darin zu suchen ist, dass es Bresslau nicht mit Sicherheit gelungen ist, Angaben über die Entwicklung von Mesodermstreifen oder von Urmesodermzellen bei den von ihm untersuchten Formen zu erhalten. Ebenso fehlen uns für die Rotiferen und Nematoden bisher alle Nachweise darüber, ob bei diesen Formen irgend etwas der Zelle 4*d* und ihren Derivaten (den Mesodermstreifen resp. Cölomsäcken) Vergleichbares oder Homologisirbares zu finden ist oder nicht. Man möchte vielleicht geneigt sein, im Sinne der von Hatschek, E. Meyer, Goodrich u. A. gegebenen Anregungen in den Gonadensäcken dieser Formen etwas Derartiges zu vermuthen. Die embryologischen Daten lassen uns diesbezüglich noch so ziemlich im Stiche. Nur mit aller Vorsicht ist es gestattet, die Hoffnung auszusprechen, dass künftige Untersuchungen an Turbellarien, Nematoden und Rotiferen, deren Anschluss an die Annelidenentwicklung deutlicher darthun werden, als wir dies bisher erkennen. Vorläufig muss die Stellung der niederen Würmer (welche von Ziegler als Protocölier zusammengefasst wurden, von Hatschek und Grobben als Scoleciden bezeichnet) noch im Unklaren bleiben.

Halten wir uns zunächst an Surface und dessen Ergebnisse für Planocera; hier nimmt das ectodermal entstandene Mesoderm nur

geringen Antheil an dem Aufbau der ausgebildeten Form; es liefert nur mesodermale Gebilde des Pharynx. Die Hauptmasse mesodermaler Bildungen des Thieres entstammt den zwei von den Urmesodermzellen (also in letzter Linie von den Zellen $4d^{21}$ und $4d^{22}$, vgl. p. 68) gelieferten Mesodermstreifen. Nach diesen Angaben rücken die Turbellarien — wie gesagt — in nähere Beziehungen zu den Anneliden und Mollusken. Für viele Zoologen schliesst sich dann als nächste Frage sofort an: wie finden wir dann den Anschluss an die Cölenteraten, im Speciellen an die Ctenophoren?

In der Entwicklungsweise der Trochophora der Anneliden und Mollusken finden sich mehrfache Züge, welche zu Gunsten einer Herleitung dieser Formen von ctenophorenähnlichen Wesen sprechen. Eine vierstrahlig radiäre Ausbildung des Embryos tritt hier klar hervor und es scheint in der sogenannten Spaltung der Kreuzarme sogar eine Spur oder Andeutung eines Uebergangs zum achtstrahligen Typus erhalten zu sein. Die Prototrochanlage besteht ursprünglich aus vier interradial entwickelten von einander getrennten Zellgruppen etc. Man vergleiche die oben gegebenen Ausführungen p. 85 u. ff. Es muss als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass das ectodermale Mesoderm, der larvale Mesoblast der Trochophora dem Mesenchym der Ctenophoren zu homologisiren ist. Bei den Ctenophoren sind die entodermal entstandenen Gonaden an die Rippengefässe des Gastrovascularsystems angeschlossen. Dürfen wir in ihnen das Homologon des Entomesoderms der Trochophora erblicken und das letztere, wie dies die Brüder Hertwig in ihrer Cölomtheorie ausgeführt haben, als durch Enterocölbildung aus dem Urdarm hervorgegangen annehmen?

Die Entstehung der Mesodermstreifen von Planocera, den Anneliden und Mollusken lässt sich nur gezwungen auf Enterocölbildung zurückbeziehen. Sie entstehen durch teloblastische Zellknospung von zwei Urmesodermzellen, welche ursprünglich der dorsalen Partie des Urmundrandes angehören. Deren Zugehörigkeit zu dem primären Entoderm kann als sichergestellt gelten. Hierfür spricht die Thatsache, dass sie dem vierten Quartett angehören, welches in seinen übrigen Gliedern Entomeren liefert und dass sie vor Ausbildung der Mesodermstreifen noch häufig kleine Entodermzellen (Enteroblasten) abspalten. Man könnte sonach die beiden Urmesodermzellen als Urdarmdivertikel betrachten, welche durch secundäre Vereinfachung des Entwicklungsprocesses auf eine einzige Zelle reducirt worden sind. Es muss ja wohl überhaupt der ganze Spiraltypus mit seinem streng determinativen Gepräge als eine auf vorzeitiger Anlagensonderung beruhende, secundär abgeänderte Entwicklungsform betrachtet werden. Die typische Entwicklungsweise der Trochophora liefert uns sonach keinen Hinweis auf die ursprüngliche Art der Mesodermsonderung bei den hypothetischen Annelidenahnen. Wir betrachten die teloblastische Entwicklungsweise der Mesodermstreifen aus zwei Urmesodermzellen gerade so als eine secundär abgeänderte Anpassung an die Wachsthumsprocesse des Keimstreifs, wie die Ausbildung von ectodermalen Teloblasten am Keimstreif der Oligochäten und Hirudineen oder bei den Isopoden. Es muss als recht merkwürdig bezeichnet werden, dass diese typische Form der Mesodermbildung schon bei den Polycladen festgelegt ist. Wir haben oben p. 68 und 69 unserer Ueberzeugung Ausdruck gegeben, dass die auffallende

Uebereinstimmung im Furchungstypus der Polycladen, Anneliden und Mollusken auf wirkliche Homologie zu beziehen ist. Es muss sonach dieser Furchungsmodus von einer gemeinsamen Stammform erworben und auf diese Gruppen vererbt worden sein.

Halten wir Umschau, ob es nicht doch Trochophorathiere giebt, denen eine andere, als diese eigenartige, im Spiraltypus sich ausdrückende Furchungsweise zukommt, womöglich Trochophorathiere mit nicht determinativer Entwicklungsweise. Unsere Blicke richten sich hier auf die Gruppe der Molluscoideen. Die Entwicklung der ectoprocten Bryozoen ist allerdings jedenfalls derartig secundär verändert, dass aus ihr wohl nicht viel abzuleiten sein dürfte. Immerhin wird man die Larvenformen dieser Gruppe, ebenso wie die Actinotrocha und die Brachiopoden-Larven dem Trochophoratypus zurechnen dürfen. Es sind ja diese Formen auch nach der Art ihres Blastoporus-Verschlusses mit den Mollusken, Anneliden etc. der GROBBEN'schen Gruppe der Protostomia zuzurechnen. Unter diesen Formen bildet Phoronis das Cölom durch Zusammentreten von Mesenchymzellen. Bei den Brachiopoden finden wir solide Einwucherung oder eine Art von Enterocölbildung. Spärliche Hinweise auf Entwicklungsmöglichkeiten des Mesoderms bei Formen, die wahrscheinlich den echten Trochophorathieren verwandt sind, ohne Urmesodermzellen oder Mesodermstreifen zur Ausbildung zu bringen. Aus diesen Daten lässt sich wohl nicht viel herauslesen. Wir haben mit Absicht die grosse Mannigfaltigkeit, die bezüglich der Mesodermbildung bei den Enteropneusten vorherrscht, ausführlicher geschildert (p. 281). Wären von dieser Gruppe alle Formen ausgestorben, mit der einzigen Ausnahme der Tornaria von den Bahamas, so hätten wir keine Vorstellung davon, dass bei den Enteropneusten auch das Kragen- und Rumpfcölom durch Enterocölbildung entwickelt werden konnte. Wer kann angeben, ob nicht vielleicht die bisher untersuchten Phoronis-Arten zu anderen unbekannten oder ausgestorbenen bezüglich ihrer Mesodermbildung in einem ähnlichen Verhältnis stehen, wie die Tornaria von den Bahamas zu den übrigen Tornarien? Wir können uns natürlich nur an das halten, was uns vorliegt. Es ist aber vielleicht nicht ohne Werth, darauf aufmerksam zu machen, dass die jetzt lebenden Formen in vielen Gruppen nur die letzten Ausläufer und Ueberreste einer verschwundenen Formenmannigfaltigkeit darstellen. Die Möglichkeit, dass die Protostomia (Trochophorathiere und Verwandte) ursprünglich Enterocölbildung besassen, von der nur in der Gruppe der Brachiopoden sich Andeutungen erhalten haben, ist natürlich zuzugeben. Die embryologischen Daten, welche für eine solche Annahme sprechen, sind spärlich.

Halten wir uns bei der Beurtheilung der Mesodermbildung in der ganzen grossen Gruppe der Protostomia (GROBBEN) an die gegebenen Thatsachen, so können wir Folgendes aussagen: Von den Verhältnissen der Mesodermbildung bei den Arthropoden und Cephalopoden, die offenbar secundär modificirt sind, ist vorerst abzusehen. Bei den Rotiferen und Nematoden wissen wir nichts Sicheres bezüglich der Bildung eines Entomesoderms. In den übrigen Gruppen finden wir weit verbreitet die Bildung zweier Mesodermstreifen von zwei Urzellen aus, wir finden ferner Cölombildung durch Abfaltung bei den Brachiopoden, oder verschiedenartige Processe der Ein-

wanderung (Phoronis, ectoprocte Bryozoen). Welcher von diesen verschiedenartigen Vorgängen als der ursprüngliche zu betrachten ist, ist schwer zu sagen.

Viel klarer und einfacher liegen die Verhältnisse in der zweiten grossen Gruppe der Bilaterien, welche von GROBBEN als Deuterostomia bezeichnet wird. Sie umfasst die Enteropneusten, Echinodermen, Chätognathen und Chordaten. Wir finden hier entweder deutliche Enterocölbildung, oder doch Einwucherungsprocesse, welche sich leicht auf Enterocölbildung zurückführen lassen, wie bei den Vertebraten. Man wird hier wohl die Enterocölbildung als den ursprünglichen Vorgang annehmen dürfen. Zwar hat ZIEGLER darauf aufmerksam gemacht, dass man auch den entgegengesetzten Standpunkt einnehmen könne. Das ist gewiss zuzugeben. Doch sprechen manche Umstände mehr für die erstere Alternative. Man wird die Mesodermbildung bei den Ascidien und Vertebraten leicht auf die Verhältnisse von Amphioxus zurückführen können. Doch wird man sich schwer dazu entschliessen, die Mesodermbildung von Amphioxus als einen abgeleiteten Process zu betrachten. Man stünde dann vor der Frage: Ist die Mesodermbildung der Ascidien der ursprüngliche Vorgang oder die Mesodermbildung der Amphibien? und wie ist von diesen die Abfaltung der Ursegmente von Amphioxus abzuleiten? Es ergeben sich bei der Verfolgung dieses Gedankenganges verschiedene Schwierigkeiten, die wir hier nur andeuten, aber nicht näher ausführen wollen.

Wenn wir die Mesodermbildung der Deuterostomia mit der der Protostomia vergleichen, so ergiebt sich ein characteristischer Unterschied. Bei den Protostomia ist der Ursprung des Mesoderms an den Urmundrand verlegt, bei den Deuterostomia ist dies nicht, oder nicht ausschliesslich der Fall. Wir wollen zur Verdeutlichung dessen, was uns vorschwebt, zunächst zwei characteristische Fälle vergleichen: die Mesodermbildung von Terebratulina mit derjenigen der Echinodermen. Bei Terebratulina wird der Urdarm durch eine quere Scheidewand in zwei Abtheilungen zerlegt (Fig. 190, p. 290), von welchen die obere, dem Scheitel genäherte zum Mesenteron, die untere, an den Blastoporus angrenzende zum Cölom wird. Gerade umgekehrt verhalten sich die meisten Echinodermen (Fig 187 p. 287), bei denen das Cölomsäckchen vom Scheitel des Urdarms abgeschnürt wird. Freilich wissen wir, dass dies schon nicht für alle Echinodermen gilt. Denn bei Comatula werden die beiden hinteren Enterocölsäckchen (Fig. 186 c_3) von einer dem Blastoporus genäherten Partie des Urdarms abgeschnürt. Im Allgemeinen werden wir sagen dürfen: Bei den Deuterostomia wird das Mesoderm rechts und links von den Seiten des Urdarms abgeschnürt (Fig. 185) und, da hier vielfach noch ein unpaares, vom vorderen Urdarmende entwickeltes Cölomsäckchen hinzukommt, so gewinnt die ganze Mesodermbildungszone die Gestalt eines Hufeisens, welches in der Frontalebene gelegen ist und mit seinen beiden Enden den Blastoporus erreicht. Die Mesodermanlage grenzt also bei diesen Formen nur hinten an den Blastoporus an. Wir wollen hier nur darauf aufmerksam machen, dass in der Lage der mesodermbildenden Zone zwischen den Protostomia und den Deuterostomia ein characteristischer Unterschied zu erkennen ist. Bei den Protostomia gehört die erste Mesodermanlage stets dem Urmundrande an, bei den Deuterostomia, wo der Blasto-

porus zum After wird, erstreckt sie sich an den Seiten des Urdarms nach vorne und ihre seitlichen Hälften werden häufig durch ein vorderes unpaares Divertikel mit einander zu einem Hufeisen vereinigt. Diese Verhältnisse verlangten eine eingehendere Besprechung, als sie hier gegeben werden kann. Doch sollen diese Andeutungen genügen. Ferner sei darauf aufmerksam gemacht, dass ein Ectomesoderm in der ganzen Gruppe der Deuterostomia zu fehlen scheint. Die Angaben, dass das Mesoderm der Vertebraten auf das Ectoderm zurückzuführen sei, halten wir nicht für berechtigt. Diese von Lwoff u. A. vertretenen Ansichten scheinen auf irrthümlicher Deutung resp. auf willkürlicher Abgrenzung der beiden primären Keimblätter zu beruhen.

Wir müssen noch mit ein paar Worten auf die Mesodermanlage der Trochophora zurückkommen. Wenn wir sehen, wie bei den Echinodermen, den Enteropneusten oder bei Sagitta das ganze Mesoderm einheitlichen Ursprungs ist, so erscheint es merkwürdig, dass bei der Trochophora zwei ganz gesonderte Mesodermanlagen vorhanden sind: der larvale Mesoblast (Ectomesoderm) und die Mesodermstreifen (Entomesoderm). Vielleicht wäre es möglich oder denkbar, die beiden Anlagen zusammenzuziehen und sie nur als differente Theile einer ursprünglich einheitlichen, dem Blastoporusrande angehörigen Anlage zu betrachten. Wenn wir uns der Thatsache erinnern, dass der larvale Mesoblast in vielen Fällen dem dritten Quartett entstammt, und die beiden Urmesodermzellen dem vierten Quartett, so könnte man auf die Vermuthung kommen, die Mesodermanlage der Trochophora sei ursprünglich eine einheitliche, der Region des Blastoporusrandes angehörige, gewesen. Von dieser ursprünglich einheitlichen Anlage wären einzelne Partien in die Zellen des dritten, andere in die des vierten Quartettes gerathen. Wir berühren uns hier mit gewissen, seit langem gehegten Ideen von C. Rabl, der den Blastoporusrand als Quelle des Mesoderms in Anspruch nahm. Als recht suggestiv nach dieser Richtung könnte unsere Fig. 177 *B* p. 276, die Mesodermbildung von Physa nach Wierzejski betreffend, angesehen werden, welche darstellt, wie der larvale Mesoblast (punktirt, aus den Zellen $3a^{21112}$, $3a^{22112}$ etc. bestehend) die Mesodermstreifen (gestrichelt, aus M^{22}, M^{21} etc. zusammengesetzt) gewissermassen nach vorne fortsetzt. Wir erwägen nur diese Möglichkeit, ohne uns ihr im Uebrigen anzuschliessen. Nach den derzeit vorliegenden Angaben wird man wohl besser thun, an der strengen Scheidung von Ectomesoderm und Entomesoderm bei der Entwicklung der Trochophora festzuhalten.

Wir berühren noch in Kurzem eine weitere Frage. Embryologische Principien haben zu einer Scheidung zweier grosser Stämme der Bilaterien geführt, welche — schon von Goette auseinandergehalten — von Grobben als Protostomia und Deuterostomia bezeichnet wurden. Die ersteren umfassen Alles, was sich näher oder ferner an den Trochophoratypus anschliesst. Der Urmund schliesst sich von hinten nach vorn und sein Rest erhält sich als Mund resp. als Schlundpforte (p. 261). In dieser Gruppe ist die Bildung von zwei Urmesodermzellen ein weit verbreitetes Vorkommniss. Doch fehlt es hier nicht an aberranten Mesodermbildungsweisen. Wir haben auf die Rotiferen, Nematoden und Molluscoideen hingewiesen. Die zweite Gruppe: Deuterostomia umfasst den Verwandtschaftskreis

der Echinodermen und Vertebraten. Hier hat der Urmund ausschliesslich Beziehungen zur Afteröffnung und das Mesoderm bildet sich in vielen Fällen als Enterocöl hervor. Es ergiebt sich die Frage, ob diese beiden Stämme der Bilaterien an ihrer Wurzel zusammenhängen. Eine schwer, und nur mit Vorsicht zu behandelnde Frage. Doch darf darauf hingewiesen werden, dass die Tornaria gewisse Aehnlichkeiten mit der Trochophora aufweist und dass in der Entwicklung der Tornaria Anklänge an die Ctenophoren vorzuliegen scheinen. Hiernach könnte man vielleicht Folgendes vermuthen: Von ctenophorenähnlichen Vorfahren entwickelte sich eine Art Vorstufe der Trochophora, welche als gemeinsamer Ausgangspunkt der beiden in Rede stehenden Stämme zu betrachten ist. Diese Vorstufe hatte von den Ctenophoren den larvalen Mesoblast (das ectodermale Mesoderm) als Erbteil überkommen und entwickelte frühzeitig ein entodermales Mesoderm. Die ursprüngliche Art der Ausbildung der letzteren Anlage möchte doch vielleicht die Enterocölbildung gewesen sein. Sehr bald müssen diese beiden Stämme sodann gesonderte Entwicklungsrichtungen eingeschlagen haben.

Die Frage nach der ursprünglichen Entstehungsweise des Mesoderms ist von der Frage nach der primären Bedeutung der Cölomsäcke nicht zu trennen. Die bezüglichen Ansichten wurden von Ziegler in dem Eingangs erwähnten Vortrage, und neuerdings von Salensky in einer umfassenden theoretischen Zusammenfassung characterisirt. Demzufolge unterscheiden wir:

I. Die Enterocöltheorie. Sie beruht auf der Annahme, dass die Abschnürung von Urdarmdivertikeln, wie sie sich bei Sagitta etc. findet, den ursprünglichsten Modus der Mesodermbildung darstellt. Die Bildung derartiger Urdarmdivertikel sei von den Cölenteraten-Ahnen der Bilaterien ererbt worden und jene Stadien in der Ontogenie der betreffenden Bilaterien, in denen die Divertikel noch mit dem Urdarm zusammenhängen. seien auf die Bildung eines Gastrovascularsystems zu beziehen. Jene Urdarmdivertikel hatten vielleicht schon ursprünglich die Aufgabe, Genitalproducte zu erzeugen, und vielleicht auch excretorische Function. Als sie sich vom Urdarm abtrennten, mussten neue ausleitende Wege geschaffen werden, die als Gonoducte oder Nephridien in Function traten. Die Entstehung von Urmesodermzellen wird durch frühzeitige Sonderung der Anlagen erklärt. Es werden gewissermassen die Urdarmdivertikel jederseits nur durch eine einzige Zelle repräsentirt. Dieser Vorgang wird als secundäre Abänderung der Mesodermentwicklung betrachtet.

Die Enterocöltheorie geht in ihren Anfängen auf gewisse Ideen Leuckart's zurück. A. Agassiz, Kowalevsky und Metschnikoff, deren specielle Untersuchungen Material nach dieser Richtung beibrachten, Huxley und Ray Lankester haben sich in diesem Sinne ausgesprochen. Ihre eingehendste Begründung erfuhr die Anschauungsweise in der „Cölomtheorie“ der Brüder Hertwig.

II. Die Gonocöltheorie (Hatschek, R. S. Bergh, E. Meyer, Goodrich, Lang). Die innige Beziehung, in welcher das Cölom zur Entstehung der Geschlechtsorgane bei so vielen Formen steht, hat zur Ansicht geführt, dass das Cölom ursprünglich auf einen erweiterten Genitalfollikel zurückzuführen sei. Es würde dann bei jenen Formen, welche wie die Platoden, Rotiferen, Nematoden u. A. eines echten

Cöloms entbehren, das Gonadensäckchen als Homologon des Cöloms der höheren Formen zu betrachten sein. Man könnte in diesem Falle annehmen, dass die Genitalausführungsgänge secundär excretorische Function gewonnen hätten und so zu Nierencanälchen geworden seien, und dies wird von Goodrich in der That für die Nephridien der Mollusken und Onychophoren, wie auch für die Vor- und Urnierencanälchen der Vertebraten angenommen. Der weitere Ausbau der Hypothese, nach welcher die ursprünglichen Excretionsorgane (die Protonephridien der Platyhelminthen) an das Cölom angeschlossen wurden und die dadurch bedingte Scheidung von Cölomausführungsgängen, welche auf solche Protonephridialgänge oder im anderen Falle auf ursprüngliche Genitalausführungsgänge zurückzuführen seien, führt zu gewissen Schwierigkeiten, auf die wir hier im Einzelnen nicht eingehen können.

III. Die Nephrocöltheorie. Sie geht hauptsächlich auf Ziegler zurück. Nach Ziegler ist in der excretorischen Function die primäre Bedeutung der Cölomanlage zu suchen. Das Cölom sei ursprünglich ein Excretionsorgan gewesen, „bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl) und einem Ausführungsgang (Nephridium).“ Man könnte die Anlage aus einem Protonephridium herleiten, dessen Anfangstheil sich blasig erweitert hat.

Für jede der drei hier kurz gekennzeichneten Anschauungen lassen sich gewisse Thatsachen ins Feld führen. Die Enterocöltheorie ist vielleicht — wie auch Salensky meint — embryologisch am besten gestützt. Der Gonocöltheorie steht die bei vielen Formen zu beobachtende frühzeitige Sonderung der Genitalzellen und der Umstand ungünstig gegenüber, dass mehrfach beobachtet wurde, dass die Wand des Genitalfollikels anderen Ursprungs ist, als die Genitalzellen selbst. In diesen Fällen besteht dann die Gonade aus zwei einander ursprünglich fremd gegenüberstehenden Bestandtheilen, der mesodermalen Wand und den in ihr liegenden Genitalzellen, welche schon früher als gesonderte Anlage von dem übrigen Furchungsmaterial abgesondert wurden. Aehnliche Bedenken liessen sich gegen die Nephrocöltheorie anführen. Wir haben, streng genommen, keine Hinweise nach der Richtung, dass die Excretionsorgane ursprünglich in primärer inniger Beziehung zur Cölomanlage standen. Im Uebrigen ist es derzeit schwer, ein irgend begründetes oder abschliessendes Urtheil zu geben. Wir haben oben an verschiedenen Stellen darauf hingewiesen, wie controvers derzeit noch die Angaben über die erste Entstehung der Urnieren und der definitiven Niere (z. B. bei Mollusken) sind. Wir werden mit unserem Urtheil jedenfalls noch solange zurückhalten müssen, bis die erste Entstehung der Gonaden und der Protonephridien bei den niederen Würmern (Turbellarien, Rotiferen, Nematoden) genau bekannt geworden sind. Gerade in dieser, für die Beurtheilung der vorliegenden Fragen wichtigen Gruppe lassen uns die derzeit vorhandenen embryologischen Daten noch ziemlich im Stiche.

Die oben gekennzeichneten Anschauungen stehen sich übrigens nicht allzu scharf gegenüber. Wir haben bereits darauf aufmerksam gemacht, dass man ganz gut annehmen kann, dass dem Enterocöl schon von Anfang an die Function eines Gono- und Nephrocöls zukam. Auf diese Weise ist die Möglichkeit eröffnet, einen zwischen den verschiedenen Anschauungen vermittelnden Standpunkt einzu-

nehmen, wie das ja thatsächlich von verschiedenen Seiten angedeutet wurde.

Die vorstehenden Anschauungen gehen eigentlich alle von der Voraussetzung aus, dass es möglich sein müsse, für die Bildungsweise des Entomesoderms in den verschiedenen Gruppen der Bilaterien eine einheitliche Formel zu finden. Wir müssen aber auch die Möglichkeit im Auge behalten, dass hier thatsächlich ihrem Ursprunge nach verschiedenartige Bildungen vorliegen, welche demnach nicht unter einen Hut gebracht werden können. Die erstere Auffassung ist vielleicht die befriedigendere. Es dürfte aber derzeit schwer sein, die zweite Möglichkeit mit vollkommener Sicherheit auszuschliessen.

IV. Besondere Formen der Keimblätterbildung.

1. Keimblätterbildung der Poriferen.

Ueber das Thatsächliche sind wir derzeit bereits ziemlich gut unterrichtet, fraglich ist bloss die Deutung. Wenn wir von den älteren schon im Speciellen Theil dieses Werkes namhaft gemachten Arbeiten absehen, so wurde die Kenntniss der Spongien-Entwicklung in den letzten Jahrzehnten hauptsächlich durch die Untersuchungen von Delage (1898, 1902), Maas (1894—1909), Minchin (1896) u. A. gefördert. Diese Untersuchungen haben ergeben, dass eigentlich sämmtlichen Spongien ein einheitlicher Entwicklungstypus zu Grunde liegt, der in den verschiedenen Gruppen der Poriferen gewissen Modificationen unterliegt, die aber unschwer aufeinander zu beziehen sind.

Als Ausgangspunkt unserer Darstellung kann die durch Metschnikoff und F. E. Schulze gut bekannt gewordene Sycandra-Entwicklung dienen, welche ja schon seit Langem als Typus der Spongienentwicklung gilt. Sie hat vor kurzem von Hammer (1908) eine neuere Behandlung erfahren. Für diese Form konnte Maas (F. 1899), wie auch neuerdings Jörgensen (1910) nachweisen, dass die Vorgänge der Eireifung, Richtungskörperchenbildung und Befruchtung sich durchaus dem allgemeinen für die Metazoen bekannten Schema anschliessen, was insofern von Wichtigkeit ist, als hierdurch die Ansicht von der Zugehörigkeit der Spongien zu den Metazoen eine nicht unwesentliche Stütze erhielt. Die Furchung von Sycandra kann als eine totale und äquale bezeichnet werden und führt zur Ausbildung einer regulären adäqualen Coeloblastula. Doch erscheinen vor allem die ersten Furchungsstadien durch die Lagebeziehung, welche der Embryo zu der Wand eines Radiärtubus des Mutterthieres gewinnt, einigermassen modificirt (Fig. 206). Das Ei wird zunächst in zwei gleich grosse Blastomeren (Fig. 206 *A*) getheilt durch eine Furche, welche auf der Wand des Radiärtubus senkrecht steht und mit Rücksicht auf die Orientirung des sich entwickelnden Embryos als Meridionalfurche bezeichnet werden muss. Durch eine weitere, auf dieser ersten senkrecht stehenden Meridionalfurche zerfallen die beiden Furchungskugeln in 4 nunmehr im Kreuz gestellte Blastomeren (Fig. 206 *B*), welche mit einer abgeflachten Basalfläche der Wand des Radiärtubus anliegen und, da sie im Centrum nicht dicht an einander stossen, daselbst eine nach oben und unten offene Höhlung

(die Furchungshöhle) zwischen sich einschliessen. Mit dem nächsten Furchungsact wird jede dieser 4 Zellen durch eine neue Meridionalfurche in zwei gleiche Stücke getheilt (Fig. 206 *C* und *D*). Der Embryo besteht nun aus einem Kranz von 8 Zellen, welche die Furchungshöhle umschliessen. Da die Zellen mit breiter Basis der Wand des Tubus anliegen und nach der entgegengesetzten Richtung sich

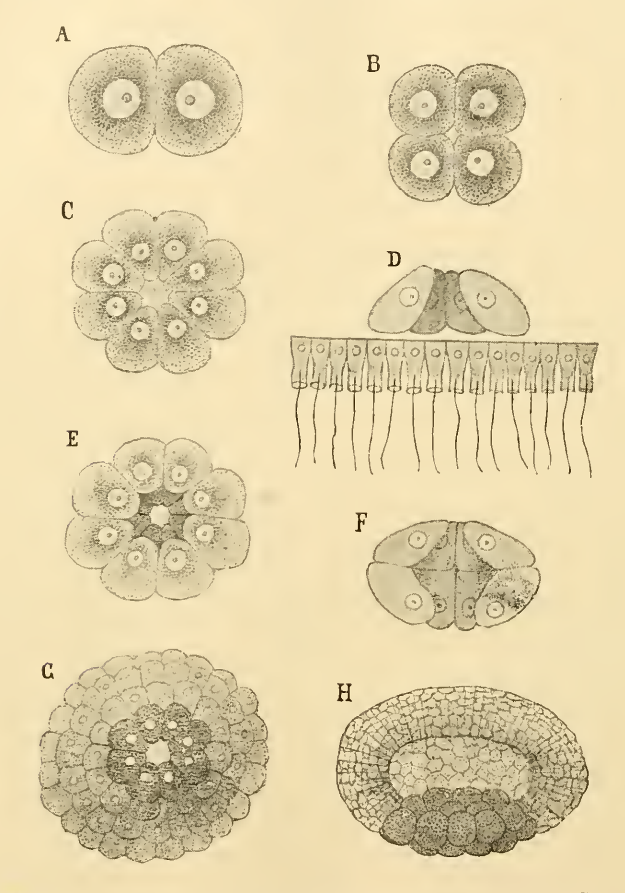


Fig. 206. Furchung von Sycandra raphanus. (Nach F. E. SCHULZE.)
A Stadium 2, *B* Stadium 4, *C* Stadium 8, *D* dasselbe im senkrechten Durchschnitt in seinem Verhältniss zum Kragenepithel des mütterlichen Radiärtubus (Schema), *E* Stadium 16, *F* dasselbe im verticalen Durchschnitt (Schema), *G* späteres Furchungsstadium mit 8 körnigen Zellen am unteren Pole, *H* Coeloblastula in der Seitenansicht. Im Inneren die Furchungshöhle, unten körnige Zellen, sonst ein Epithel aus hohen säulenförmigen Zellen.

conisch zuspitzen, hat der Embryo ungefähr die Gestalt eines Napfkuchens (Fig. 206 *D*). Durch eine zunächst auftretende äquatoriale Furche wird jede dieser 8 Zellen in ein oberes, etwas kleineres und ein unteres grösseres Segment zerlegt, und gleichzeitig ändert sich in diesem 16-zelligen Stadium die Gesammtform des Embryos, welcher durch Vorwölbung seiner basalen Fläche die Gestalt einer biconvexen Linse annimmt (Fig. 206 *E* und *F*). Die Furchungshöhle ist noch

entsprechend beiden Polen geöffnet, doch ist die Oeffnung der oberen Seite schon bedeutend enger als die der unteren. Durch neue meridionale und äquatoriale Furchen geht der Embryo allmählich in ein vielzelliges Stadium über, das fast Kugelform besitzt und dem im Inneren eine ausgedehnte Furchungshöhle entspricht. Die Oeffnung am oberen Pole ist durch Zusammenrücken der Zellen verschwunden, während die der früheren Basalfläche entsprechende noch erhalten ist (Fig. 206 *G*). Hier umschliessen dieselbe 8 Zellen, welche sich bald durch zunehmende Grösse und durch ihr körniges Plasma auszeichnen. Nach Verschluss dieser unteren Oeffnung stellt der Embryo eine kugelige Coeloblastula dar.

Während sich nun die körnigen Zellen vergrössern und bis zur Zahl von ungefähr 32 vermehren, strecken sich die übrigen Zellen unter fortschreitender Zunahme der Zahl zu hohen säulenförmigen Prismen (Fig. 206 *H*), deren jedes an der Oberfläche eine Geissel zur Entwicklung bringt. Nun stülpen sich die grossen körnchenreichen Zellen in die Furchungshöhle ein und damit ist das letzte im Mutterleib durchlaufene Stadium

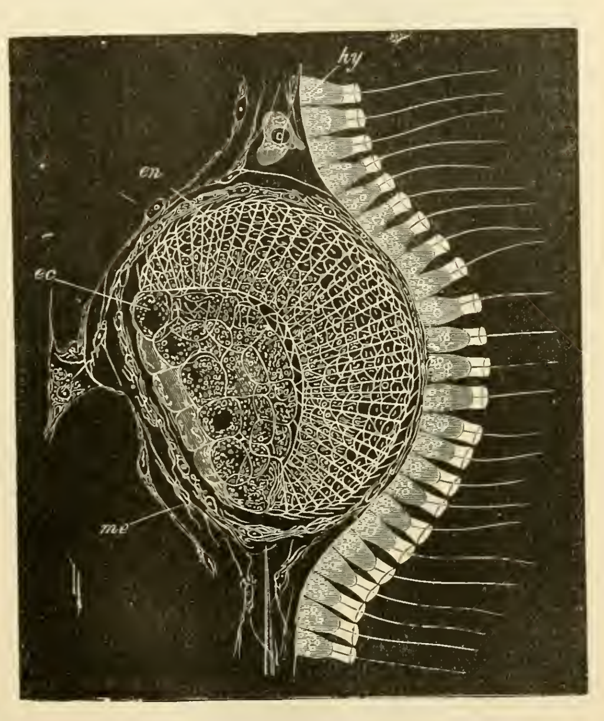


Fig. 207. Embryo von Sycandra raphanus im Gastruloidstadium I, sogenannte Pseudogastrula der Autoren, noch im mütterlichen Gewebe liegend. (Nach F. E. SCHULZE, aus BALFOUR's Handbuch.)
en Prismatische Zellen der Larve, welche zu Geisselzellen werden, *ec* eingestülpte körnchenreiche Zellen, *me* sogenannte Mesodermschicht des mütterlichen Thieres, *hy* Kragenzellenschicht des Radiärtubus.

erreicht (Fig. 207). Dieses Stadium wurde im Sinne einer früher viel verbreiteten Auffassung als Pseudogastrula-Stadium bezeichnet, weil man ein später auftretendes Einstülpungsstadium, welches erreicht wird, wenn die freischwimmende Amphiblastulalarve sich zur Festsetzung anschickt und durch welches die characteristische Umkehrung der Keimschichten erreicht wird, für die echte Gastrula von Sycandra hielt. Bei dieser Form finden sich sonach zwei aufeinanderfolgende und durch das Amphiblastulastadium voneinander geschiedene, einer Gastrula ähnlich sehende Stadien. Um nach keiner Richtung etwas zu präjudiciren, wollen wir das erste (Pseudogastrula der Autoren) als Gastruloidstadium I, das zweite als Gastruloidstadium II bezeichnen.

Um auf das Gastruloidstadium I wieder zurückzukommen, so scheint dasselbe bei den Calcispongien in verschiedener Weise vertreten zu sein. Während es bei Sycandra durch eine deutliche Einstülpung der körnchenreichen Zellen mit scheinbarer Urdarmhöhle und Urmund vertreten ist, handelt es sich in anderen Fällen bloss um eine Art solider Einbuchtung des körnchenreichen Zellpfropfes. Man kann in dieser Tendenz der Umschliessung der Körnchenzellen durch ein Lager von Geisselzellen eine Einrichtung erblicken, die mit Rücksicht auf den Mechanismus des Ausschlüpfens erworben wurde. Wie bereits Schulze beobachtete, rotiren diese Stadien in ihrem Follikel. Dendy hat darauf aufmerksam gemacht, dass die zum Ausschlüpfen reifen Larven von Grantia labyrinthica in einer ganz bestimmten Position zu den Organen der Mutter sich finden, indem der Pol der Körnchenzellen stets dem skelettführenden Dermallager zugekehrt erscheint, während der Pol der geisseltragenden Zellen sich dem Kragenzelllager des Radiärtubus zuwendet. Auf diese Lagebeziehung weist auch unsere Fig. 207 nach F. E. Schulze hin. Nach Dendy soll das Gastruloidstadium I durch die Vergrösserung und Vermehrung der körnchenreichen Zellen mechanisch erzeugt werden, welche, da sie an der Ausdehnung nach aussen gehindert sind, nach innen vordrängen.

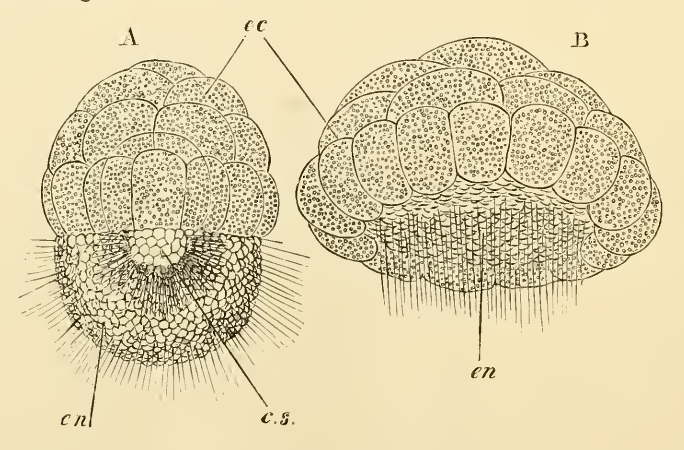


Fig. 208. Schwärmende Larvenstadien von Sycandra raphanus. (Nach F. E. Schulze, aus Balfour's Handbuch.)

A Amphiblastula, *B* beginnende Einstülpung der Geisselzellenschicht. *cs* Furchungshöhle, *ec* Schicht der körnchenreichen Zellen, *en* Schicht der Geisselzellen.

Wenn der Embryo ausgeschlüpft ist, so nimmt der eingestülpte Theil wieder seine frühere Lage an und es erfolgt eine Streckung nach der Richtung der Hauptaxe. Das nunmehr erreichte eiförmige Schwärmstadium wird als Amphiblastula (Fig. 208 *A*) bezeichnet. Es besteht (vgl. p. 204) aus zwei histologisch differenten Hälften. Die beim Schwimmen nach vorn gerichtete Körperhälfte ist aus hohen, säulenförmigen Geisselzellen zusammengesetzt, während die grossen körnchenreichen Zellen der hinteren Körperhälfte keine Geisseln tragen. Im Inneren bemerkt man das beträchtlich verkleinerte Blastocöl (*cs*).

Nach Ablauf des Schwärmerstadiums, kurz vor der Festsetzung der Larve erfolgt eine Verkürzung in der Richtung der Hauptaxe, welche hauptsächlich durch eine Abflachung der geisseltragenden, früher vorgewölbten Zellschicht zu Stande kommt, und dieser Abflachung folgt rasch eine Einstülpung der betreffenden Zellschicht, durch welche die Furchungshöhle fast vollständig verdrängt wird. Dadurch wird ein mützenförmiges Stadium (Fig. 208 *B*) erreicht, welches zum Gastruloidstadium II hinüberführt. Die äussere Schicht körnchenreicher Zellen (*ec*) stellt die Anlage der späteren Dermalschicht dar und ein Kranz von ca. 16 dieser Zellen, welche besonders auffällig sind und als Randzellen bezeichnet werden, umschliesst die Einstülpungsöffnung, während aus der eingestülpten Geisselzellschicht die späteren Kragengeisselzellen der Radiärtuben hervorgehen.



Fig. 209. Eben festgesetzte Larve von Sycandra raphanus im Gastruloidstadium II. (Nach F. E. SCHULZE.) *Ec* Anlage der dermalen Schicht, *En* innere Schicht der Larve, *m* Gallertausscheidung zwischen den beiden Schichten (Rest der Furchungshöhle).

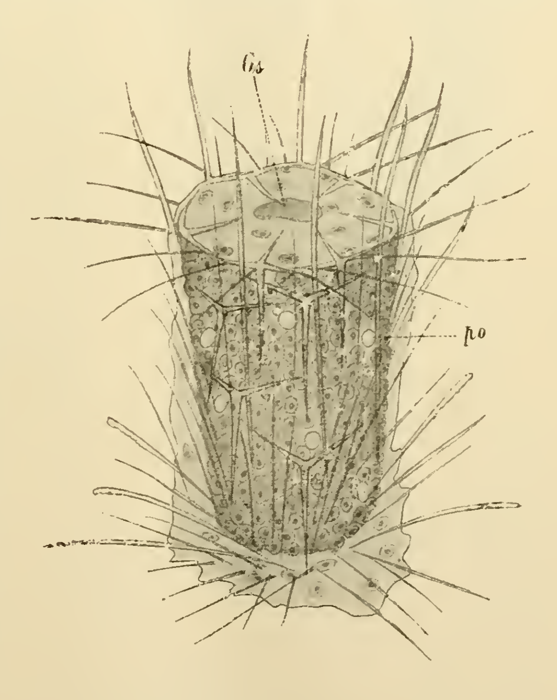


Fig. 210. Junges mörserförmiges Olynthus-Stadium von Sycandra raphanus. (Nach F. E. SCHULZE.) *Os* Osculum, *po* seitliche zuführende Poren der Wand.

Nun vollzieht sich die Festsetzung der Larve, indem sich dieselbe mit dem Umkreis der Einstülpungsöffnung an eine Unterlage festheftet. Die Fixirung geschieht durch pseudopodienartige Ausläufer der Randzellen (Fig. 209). Der ganze Vorgang der Einstülpung und Festsetzung erfolgt ungemein rasch.

Die Umwandlung des Gastruloidstadiums II in den jungen Olynthus (Fig. 210) soll uns hier nicht näher beschäftigen. Es sei bloss erwähnt, dass der Körper senkrecht zur Anheftungsfläche röhren-

förmig auswächst, und dass der Blastoporus vollständig verschlossen wird, während am gegenüberliegenden Pol das Osculum und in der Wand der Röhre die Poren zum Durchbruch kommen. Vorübergehend wird nach MAAS (1900) bei Sycandra setosa und nach MINCHIN (1896) bei Leucosolenia variabilis der innere Hohlraum vollständig rückgebildet. Nach MAAS entwickelt sich dann im Inneren ein „chaotisches Durcheinander von Zellen". Doch kann als feststehend gelten, dass das oberflächliche Plattenepithel, sowie das ganze sogenannte Mesoderm sammt Genitalzellen, Spiculabildnern etc. von der äusseren Schicht des Gastruloidstadiums stammen (Fig. 209 *Ec*). Für diese ganze Schichtengruppe wird der Ausdruck Dermalschicht gebraucht. Das Kragenzellenepithel der Radiärtuben geht aus der inneren Schicht des Gastruloidstadiums II (Fig. 209 *En*) hervor.

Zahlreiche Calcispongien entwickeln sich nach dem hier für Sycandra geschilderten Typus. Doch machen einige hiervon eine Ausnahme. Schon seit den Untersuchungen METSCHNIKOFF's (S. 1879) und OSCAR SCHMIDT's (S. 1877) weiss man, dass die freischwimmenden Larven von Ascetta von der Amphiblastula der Syconen recht verschieden sind. Bei Ascetta entsteht durch totale und äquale Furchung zunächst eine rundliche Coeloblastula, welche sich später in der Richtung der Hauptaxe streckt und an der Oberfläche mit Geisseln bedeckt. Die freischwimmende Larve ist an der ganzen Oberfläche von einem völlig gleichmässig entwickelten Geisselepithel bedeckt; da im Inneren eine der Zellen Anfangs fast vollständig entbehrende Höhle vorhanden ist, so können wir die ausschwärmenden Larven noch als gestreckte Coeloblastulae in Anspruch nehmen. In diese Höhle wandern vom hinteren Pol der Larve während des Umherschwärmens immer mehr Zellen ein (Fig. 211), welche durch Umwandlung aus den Geisselzellen des hinteren Abschnittes hervorgehen und das Blastocöl immer mehr, aber nicht vollständig erfüllen. Die Larve wird hierdurch einer Parenchymella ähnlich, und dies Stadium muss als Gastruloidstadium I bezeichnet werden, welches also hier durch polare Einwucherung zu Stande kommt. Es scheint, dass fast immer das erste Einwandern von Zellen schon vor dem Ausschwärmen der Larven beginnt. Nach MINCHIN vollzieht sich die Einwanderung bei der hierher zu rechnenden Leucosolenia reticulum (Fig. 211) vom hinteren Pol aus, bei L. cerebrum und coriacea dagegen scheint sie multipolar von beliebigen Stellen der Oberfläche aus stattzufinden.

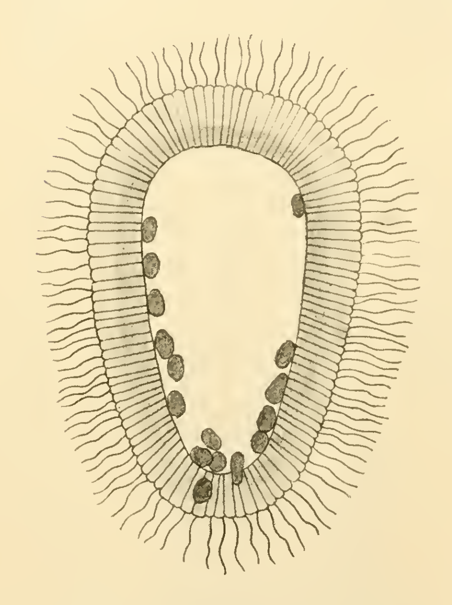


Fig. 211. Freischwärmende Larve von Leucosolenia reticulum im optischen Durchschnitt. (Nach MINCHIN.)

Die weitere Umwandlung der Larve stimmt vollständig mit dem oben für Sycandra Geschilderten überein. Die Larve heftet sich (zweifellos) mit dem vorderen Pole fest. Die Geisselzellen gelangen in das Innere und werden zu den Kragenzellen der ausgebildeten Form. Sie werden während der Festsetzung von den Parenchymzellen, welche die Anlage des dermalen Lagers darstellen, rings umwachsen (Gastruloidstadium II).

Es muss erwähnt werden, dass der Sycandratypus und der eben geschilderte Ascettatypus durch Uebergänge mit einander verbunden sind. Als solche sind zu betrachten: Die Entwicklung von Leucosolenia variabilis und von Clathrina (Guancha o. Ascetta) blanca nach Minchin (1896 u. 1898). Wir gehen der Kürze halber hier nicht näher auf diese Zwischenformen ein, die an sich ungemein interessant sind.

Die Entwicklung der Formen des Ascetta-Typus unterscheidet sich von der des Sycandra-Typus hauptsächlich dadurch, dass das Gastruloidstadium I durch Immigration (polare oder multipolare) zu Stande kommt und dass dieser Process etwas verspätet, also erst in der freischwimmenden Larve durchgeführt wird.

Hier schliessen sich die Placinen an, deren Entwicklung durch F. E. Schulze (1880) und Maas (1909) bekannt geworden ist. Die Furchung ist eine totale und adäquale. Es entwickelt sich eine Coeloblastula, welche Anfangs kugelförmig ist, aber sich später, wenn sich das Ausschwärmen vorbereitet, etwas streckt und mit Geisseln bedeckt. Die freischwimmende Coeloblastula ist ovoid (mit dem breiteren Ende nach vorne zu schwimmend) gestaltet und das hintere Ende durch stärkere Pigmentirung gekennzeichnet. Wenn wir von diesen Differenzen der Pigmentvertheilung absehen, so besteht die ganze oberflächliche Schicht von Geisselzellen aus überall gleichgestalteten, prismatischen Zellen. Dazwischen finden sich zerstreut einzelne rundliche Elemente, welche Maas als Archäocyten bezeichnet. Im Inneren (Blastocöl) finden sich keinerlei Zellen. Noch während des Umherschwimmens vollziehen sich Veränderungen im histologischen Character der Larve. Die Epithelschicht des hinteren Endes verdickt sich und es beginnt daselbst ein Einwanderungsprocess von Zellen gegen das Blastocöl (Fig. 212). Häufig ist diese Partie von der vorderen durch eine leichte Einschnürung des Körpers abgesetzt. Dieser Vorgang ist offenbar derselbe, den wir bei Ascetta als polare oder multipolare Einwucherung auftreten sahen. Er ist aber hier in seinem Resultat von jenem erheblich verschieden. Bei Ascetta führte die Einwucherung zu einer räumlichen Sonderung der beiden Keimesschichten. Die nach innen gewanderten Zellen sind als Anlage des Dermallagers zu betrachten, während die an der Oberfläche verbliebenen Zellen,

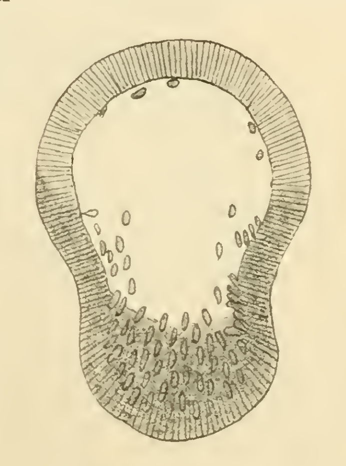
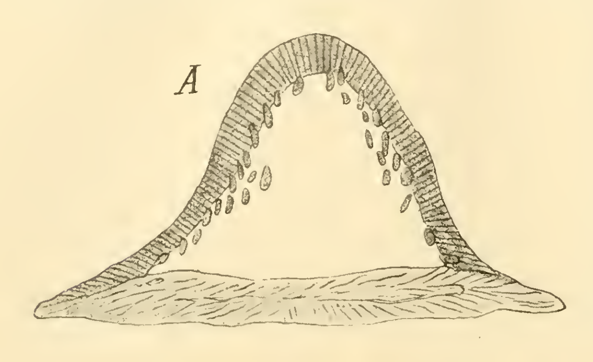


Fig. 212. Freischwärmende Larve von Placina monolopha nach längerem Schwärmen (vom 2. Tage) mit beginnender Mesenchymbildung in der hinteren Körperhälfte. (Nach Maas.)

welche Epithelcharacter bewahren, die Anlage des späteren Kragengeisselepithels darstellen. Wir konnten daher bei Ascetta diesen Sonderungsprocess mit einer Art von Gastrulation vergleichen und das entsprechende Stadium als Gastruloidstadium I bezeichnen. Bei Placina dagegen wird die in ihrem histologischen Character veränderte Epithelschicht der hinteren Körperhälfte nicht irgendwie ins Innere verlagert. Es handelt sich vielmehr bei dieser histologischen Umänderung hier mehr um ein Mehrschichtigwerden des Epithels unter Auflockerung seiner unteren (inneren) Schichten. Der ganze Process hat hier nichts an sich, was irgendwie an eine Gastrulation erinnert. Man würde eher von einer beginnenden Mesenchymbildung sprechen können. Wenn wir die Placina-Entwicklung sachgemäss beschreiben wollten, so müssten wir sagen, dass hier ein Gastruloidstadium I vollständig fehlt. Ebenso verhält sich — wie wir sehen werden — auch Oscarella.



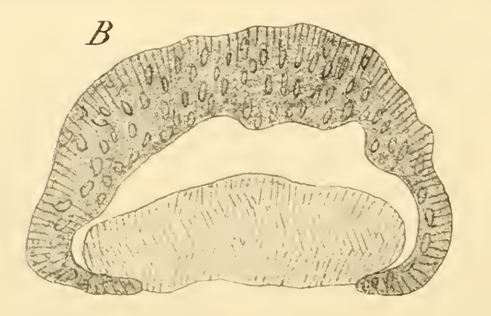


Fig. 213 *A*. Larve von Placina monolopha im Ansetzen. Die Ansatzbasis nach unten, daselbst die Geisselzellen des früheren vorderen Poles zu einer flachen Platte umgewandelt. *B* etwas späteres Stadium mit beginnender Umwachsung der inneren Schicht von Seiten des Dermallagers. (Nach Maas.)

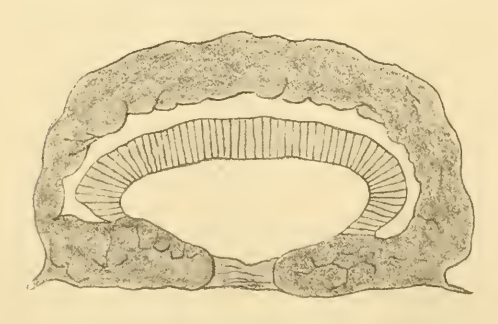


Fig. 214. Festgesetzte Larve von Placina monolopha im Gastruloidstadium II. (Nach Maas.)

Die Placina-Larve setzt sich mit dem vorderen Pole fest. Die Geisselzellschicht der vorderen Körperhälfte wird zunächst abgeplattet (Fig. 213 *A* u. *B*) und dann ins Innere verlagert (Fig. 214). Dieser Process vollzieht sich in manchen Fällen als ein einfacher Einstülpungsvorgang (Gastruloidstadium II), in anderen Fällen unter gewissen, von Maas genauer dargestellten Modificationen, welche sich aber unschwer auf einen Einstülpungsvorgang beziehen lassen. Dadurch

ist dann der Bau des jungen festsitzenden Schwammes erreicht. Die ins Innere eingestülpte Geisselzellenschicht (vordere Hälfte der freischwimmenden Larve) liefert die Kragenzellen der Geisselkammern. Die oberflächliche Schicht des Gastruloidstadiums II bildet die ganze Dermalschicht, also das Ectoderm und Mesoderm der älteren Autoren.

Ganz ähnlich verhält sich auch die Entwicklung von Oscarella, welche hauptsächlich durch die Untersuchungen von F. E. Schulze (1877), Heider (1886) und Maas (1898) bekannt geworden ist. Auch hier ist die Furchung eine totale und äquale und führt zur Ausbildung einer typischen Coeloblastula, die sich an der Oberfläche mit Geisseln bedeckt.

Gelegentlich findet man im mütterlichen Körper Blastulae, welche unregelmässige Faltenbildungen oder Einstülpungen aufweisen. Auf diese Vorkommnisse hat Sollas zuerst aufmerksam gemacht. Minchin (1894) vermuthet, dass es sich hierbei um Vorgänge handelt, die der sogenannten Pseudogastrulabildung von Sycandra zu vergleichen seien, während es sich nach Lendenfeld (1894) um keinen normalen Entwicklungsvorgang, sondern nur um die Folge eines räumlichen Missverhältnisses bei Blastulis, welche länger am Ausschwärmen verhindert sind, handeln soll.

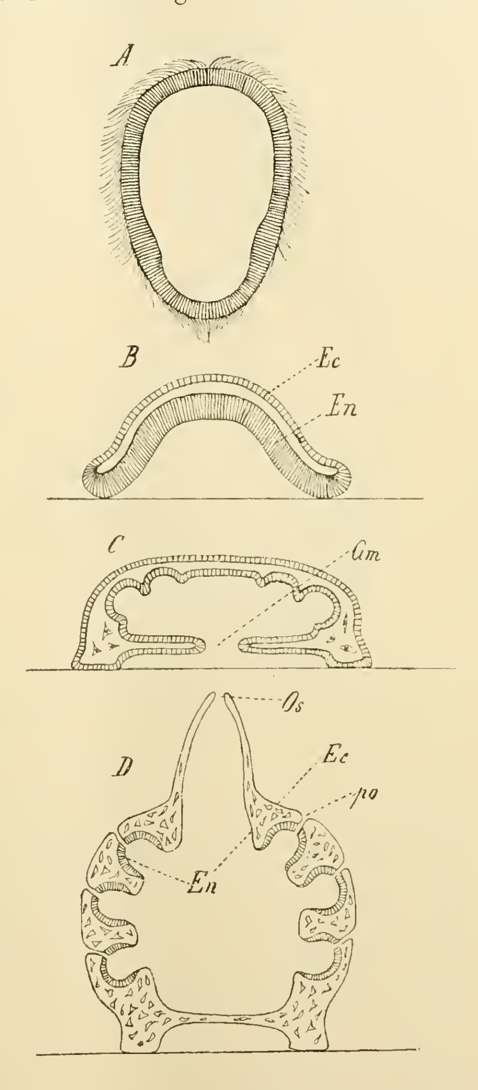


Fig. 215. Entwicklung von Oscarella, schematisch nach Heider. *A* schwärmende Coeloblastula, *B* festgesetzte Larve mit flach mützenförmiger Einstülpung der beim Schwimmen nach vorn gerichteten Hälfte, *C* Verschluss der Einstülpungsöffnung und Anlage der Geisselkammern durch Faltenbildung der inneren Schicht, *D* junger Schwamm. *Os* Osculum, *po* zuführende Pori, *Ec* dermale Schicht, *En* gastrale Schicht, *Gm* Einstülpungsöffnung.

Die freischwimmende Oscarella-Larve ist eine ovoide Coeloblastula (Fig. 215 *A*), mit umfangreichem, keine Zellen enthaltendem Blastocöl und einer aus hohen prismatischen Geisselzellen bestehenden Wandschicht. In der hinteren Körperhälfte ist die Wand etwas verdickt und durch rothes Pigment ausgezeichnet. Die Larve schwimmt mit dem breiteren gelblichen Ende nach vorne gerichtet, und mit

diesem Ende setzt sie sich auch an (Maas). Nach Maas sollen schon in der freischwimmenden Larve gegen Ende der Schwärmperiode die Zellen der hinteren Hälfte grösser und körnchenreicher werden; sie sollen zum Theil ihre Geisseln einbüssen und gleichzeitig soll hier schon die Einwanderung von Mesenchymzellen ihren Anfang nehmen (Fig. 216 *A*). Durch diese histologischen Veränderungen wird der Gegensatz im Character der Zellen der vorderen und der hinteren Körperhälfte schärfer ausgeprägt. Es ist aber durchaus irreführend und nicht zu billigen, wenn Maas diese freischwimmenden Larven bereits als zweischichtig bezeichnet. Unter einem zweischichtigen Keim verstehen wir ein Stadium, in welchem eine äussere und eine innere Körperschicht zu unterscheiden sind. Die histologische Differenzirung einer vorderen und einer hinteren Hälfte der Larve hat hiermit nichts zu thun. Bei jeder Gastrulation handelt es sich, wie wir oben p. 192 ausführten, um zwei Processe: um die

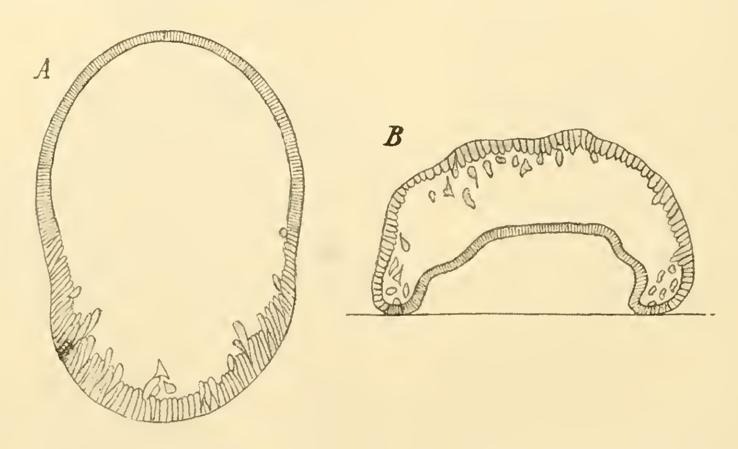


Fig. 216 *A*. Freischwimmende Larve von Oscarella in späteren Schwärmstadien mit beginnender Mesenchymbildung in der hinteren Körperhälfte.
B festsitzendes Gastruloidstadium *II* mit weit offenem Blastoporus. (Nach Maas.)

Differenzirung zweier verschiedener Zellsorten und um die Verlagerung der einen von beiden in das Innere. Dieser letztere Vorgang fehlt hier, daher bei Oscarella wie bei Placina ein Gastruloidstadium I nicht vorkommt. Nach Maas soll überhaupt die freischwimmende Oscarella-Larve keine Coeloblastula sein, weil sie bereits heteropol ist. Dagegen ist zu bemerken, dass jede Coeloblastula heteropol ist. Auch die Blastula der Echiniden ist heteropol gebaut, wie man an Strongylocentrotus nach Boveri deutlich erkennen kann. Die Begriffe „Coeloblastula" und „heteropol" schliessen sich also nicht aus, sondern vertragen sich sehr gut mit einander. Besonders deutlich tritt der heteropole Bau bei freischwimmenden Coeloblastulis zu Tage, wie man an der Larve von Aequorea (p. 221, Fig. 135) erkennen kann.

Die Oscarella-Larve setzt sich — wie erwähnt — mit der vorderen Körperhälfte fest, welche sich abflacht, worauf die Epithelschicht der vorderen Körperhälfte nach innen eingestülpt (Fig 215 *B* u. 216 *B*) wird. Wir haben hier vollkommen das Bild einer Invaginationsgastrula mit anfänglich weitem, später sich verengendem und endlich

verschliessendem Blastoporus, der sich an der gegen die Unterlage gerichteten Seite des jungen Schwammes vorfindet. Wir bezeichnen dies Stadium als Gastruloidstadium II. Die späteren Umwandlungen dieser zweischichtigen Form, durch welche das Canalsystem, die Geisselkammern und das Osculum gebildet werden (vgl. Fig. 225 *C* u. *D*), berühren uns hier nicht näher.

Während es sich in den bisher behandelten Fällen um Formen handelte, deren freischwimmende Larven entweder als Amphiblastula oder als Coeloblastula-Stadien zu bezeichnen waren, finden sich bei sämmtlichen Cornacuspongien Larven, welche an der Oberfläche von einem hohen Geisselepithel bekleidet sind, während ihr Inneres von einer mesenchymartigen Zellmasse, einem sogenannten Parenchym erfüllt ist, in welchem meist frühzeitig Spicula auftreten (Fig. 218). Vielfach ist die Umgegend des hinteren Poles nicht von Geisselepithel überkleidet, sondern es tritt daselbst die Mesenchymmasse frei zu Tage und es ordnen sich dort nur die oberflächlichsten Mesenchymzellen plattenepithelartig an. Derartige Parenchymulastadien, die dem

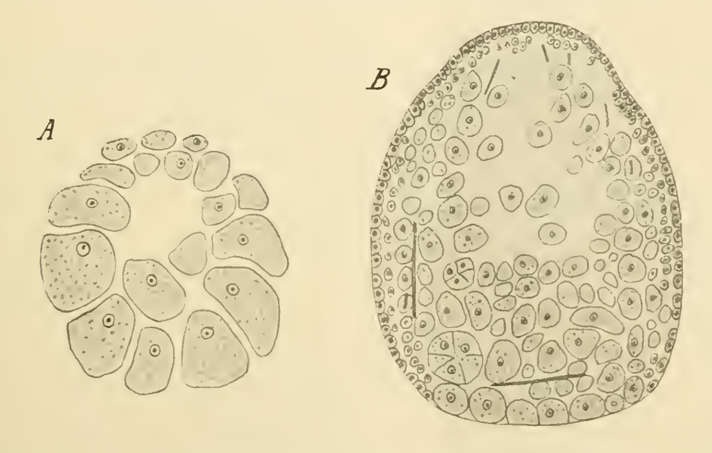


Fig. 217. *A* Furchungsstadium, *B* etwas älteres Stadium von Myxilla rosacea. (Nach Maas.)

Gastruloidstadium I entsprechen, finden sich bei den vieluntersuchten Monactinelliden, und ihnen schliessen sich die Larven der Hornschwämme an. Die Entwicklungsweise der Formen dieses Typus wurde erst durch die neueren Untersuchungen von Delage (1892) und Maas (1892 u. 1893) so weit aufgeklärt, dass die typische Uebereinstimmung mit der Entwicklung der übrigen Formen zu Tage getreten ist. Wir schliessen uns im Folgenden fast durchwegs an Maas an.

Das Plasma der reifen Eizelle ist hier von Dotterkörnchen ziemlich gleichmässig durchsetzt. Die Furchung ist eine totale und inäquale (Fig. 217 *A*). Zunächst werden durch zwei aufeinander folgende und senkrecht gestellte meridionale Furchen 4 gleiche Zellen getrennt. Aber die dritte äquatoriale Theilung sondert bereits 4 kleinere von 4 grösseren Zellen ab, und in den nachfolgenden Theilungsstadien, welche bald einen mehr unregelmässigen Character annehmen, ist der Grössenunterschied zwischen den kleineren Zellen der animalen

Hälfte und den grösseren der vegetativen Zone noch deutlicher (Fig. 217 *A*). Ursprünglich sind alle Zellen in gleicher Weise dotterhaltig. Frühzeitig tritt im Inneren eine gegen den animalen Pol zu verschobene, ziemlich kleine Furchungshöhle auf. Im weiteren Verlaufe macht sich eine Art Epibolie geltend, durch welche die grösseren Zellen der vegetativen Masse immer mehr ins Innere gelangen und von der Calotte der kleineren animalen Zellen bis auf jenes oben erwähnte Feld am hinteren Pole überwachsen werden (Fig. 217 *B*).

Bei manchen Formen, z. B. der von Maas untersuchten Chalinula fertilis, nehmen die Furchungsstadien einen mehr compacten Character an, indem die Furchungshöhle fast vollständig fehlt. Derartige Typen wurden im Sinne älterer Ansichten vielfach als ein solider, ungeordneter Zellhaufen, als eine sogenannte Morula, betrachtet. Wir werden sie aber mit Maas wohl richtiger deuten, indem wir ihnen eine von Anfang an zukommende polare Differenzirung zuschreiben und auch hier eine Art Epibolie annehmen.

Die weitere Ausbildung beruht hauptsächlich auf histologischer Differenzirung. Zunächst verschwinden die Dotterkörnchen in den „animalen" Zellen, welche sich strecken und in ein hohes Geisselepithel umwandeln, dessen kleine, compacte Kerne in mehrfacher Schicht übereinander angeordnet werden (Fig. 218). Auch die Zellen der parenchymatösen Innenmasse wandeln sich zum Theil um. Durch Absonderung einer Gallerte werden sie gelockert, während die Furchungshöhle immer undeutlicher begrenzt erscheint und schliesslich verschwindet. Von den Zellen der parenchymatösen Innenmasse behalten nur einige den ursprünglichen Blastomerencharacter bei (körnchenreiches Protoplasma, bläschenförmiger Kern mit deutlich färbbarem Nucleolus). Aus ihnen werden amöboide Wanderzellen, welche sich später in Genitalzellen umwandeln. [Diese directe Herleitung der Genitalzellen von Blastomeren könnte vielleicht im Sinne der Lehre von der Continuität der Keimzellen verwerthet werden (Maas 1893). Doch sind die neueren Erfahrungen von Jörgensen 1910, welcher, wie schon Schulze, fand, dass bei Sycandra gewöhnliche Bindegewebszellen zu Ureiern werden können, einer derartigen Auffassung nicht gerade günstig.] Andere Parenchymzellen werden körnchenarm und bringen als Spiculoblasten die ersten Kieselnadeln zur Ausbildung (Fig. 218). Noch andere verlieren nicht bloss die Dotterkörnchen des Protoplasmas, sondern ändern auch den histologischen Character ihres Kerns, der ein zartes Chromatingerüst erhält. Aus diesen „differenzirten" Parenchymzellen



Fig. 218. Freischwimmendes Parenchymella-Stadium von Myxilla rosacea. (Nach Maas.)

gehen später Plattenepithelzellen, contractile Faserzellen und sternförmige Bindegewebszellen hervor.

Dieses zweischichtige Stadium muss als Gastruloidstadium I bezeichnet und der sogenannten Pseudogastrula von Sycandra gleichgesetzt werden. Die zum Ausschwärmen reife Larve zeichnet sich oft durch ganz characteristische Färbungen aus. So ist vielfach z. B. bei Esperia- und Axinella-Larven das Geisselepithel lebhaft (scharlachroth) gefärbt, während das hintere, geisselfreie Feld blass erscheint. Bei einem etwas anderen Typus, dem die Renieren, Gellius und Chalinula angehören, erscheint dagegen gerade dies hintere Feld dunkel pigmentirt und von einem Kranze besonders starker Geisseln umzogen.

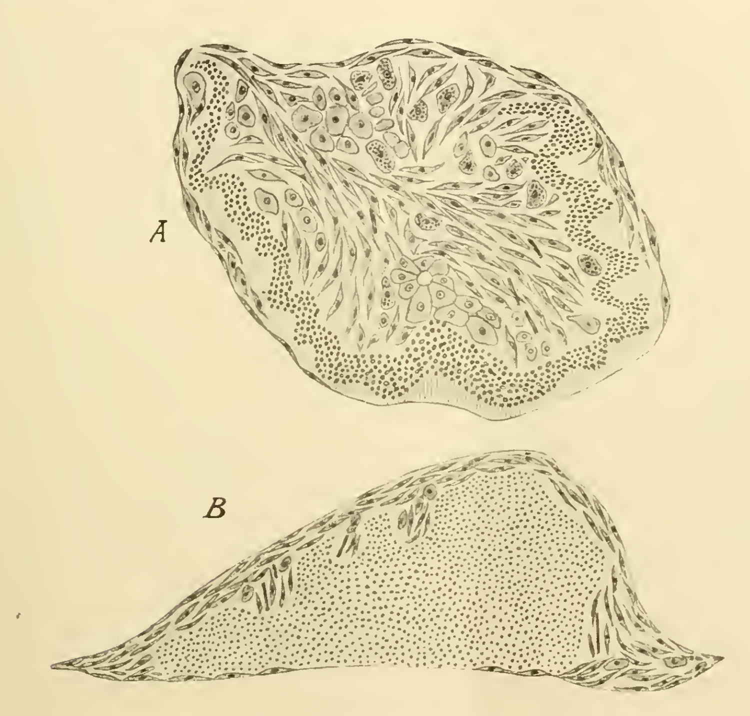


Fig. 219. *A* Larve von Clathria coralloides in den ersten Minuten nach dem Festsetzen, *B* etwas späteres Stadium von Axinella crista-galli. (Nach MAAS.)

Gleichzeitig mit der Festsetzung vollzieht sich äusserst rasch eine merkwürdige, hauptsächlich durch MAAS bekannt gewordene Umrollung der Larvenschichten (Fig. 219), durch welche ihr gegenseitiges Lageverhältniss in das Gegentheil verkehrt wird. Die Larve wird hierdurch in das Gastruloidstadium II übergeführt. Das oberflächliche Geisselepithel wird nun zur inneren Zellmasse, während die Parenchymschicht an die Oberfläche der festgehefteten Larve gelangt, um zur Dermalschicht zu werden. Nach kurzer, meist nur auf Stunden beschränkter Dauer des Umherschwärmens heftet sich die Larve fest, und zwar ausnahmslos mit dem vorderen Pole, und nur in manchen Fällen etwas seitlich (Fig. 219 *A*). Sie nimmt dabei, indem der An-

heftungspol sich immer mehr verbreitert, eine fortschreitend sich abflachende Kuchenform an. An dem Scheitel des Hügels (dem früheren Hinterende) quillt nun die Masse der Parenchymzellen vor und umwächst die ganze Oberfläche der Larve (Fig. 219 *B*) und zum Schlusse auch die basale Anheftungsfläche derselben, wodurch die Schicht der Geisselzellen, welche hierbei einer Art Faltenbildung unterworfen zu sein scheint, ins Innere gedrängt wird. Da gleichzeitig die Geisselzellen ihre hohe prismatische Form aufgeben, so resultirt aus ihnen eine compacte Innenmasse kleinkerniger, dichtgedrängter Zellen, aus denen später die Kragenzellen der Geisselkammern hervorgehen. Der geschilderte Vorgang ist offenbar gleichwerthig mit der bei der Festsetzung sich vollziehenden Einstülpung, welche bei Sycandra das Gastruloidstadium II kennzeichnet.

Häufig beobachtet man an festgesetzten Larven dieses Stadiums, dass jene Zellen, welche den äussersten Rand der Anheftungsfläche begrenzen, sich in einen flachen, amöboiden Hof ausbreiten. Die oberflächlichsten Zellen der früheren Innenmasse nehmen den Character eines Plattenepithels an.

Die weiteren Umwandlungsvorgänge, welche sich im Inneren des festgesetzten jungen Schwämmchens abspielen und zur Ausbildung des Canalsystems, der Geisselkammern und des Osculums führen, sind zum Theil merkwürdig genug und noch nicht völlig aufgeklärt. Sie sollen jedoch hier ausser Betracht bleiben.

Wenn wir nun daran gehen, die Frage zu behandeln, wie die geschilderten Vorgänge zu deuten und mit den Entwicklungsprocessen bei anderen Metazoen in Uebereinstimmung zu bringen sind, so sei zunächst erwähnt, dass wir nicht die ganze Frage nach der Stellung der Poriferen in der Metazoenreihe, welche ja bis in die neueste Zeit vielfach discutirt wurde, zu besprechen gedenken. Wir wollen uns hier ausschliesslich auf die Vorgänge der Keimblätterbildung beschränken. Diesbezüglich stehen sich zwei Ansichten gegenüber, welche sich kurz dahin characterisiren lassen, dass die Einen im Gastruloidstadium I die wahre Gastrula der Spongien erblicken während andere das Gastruloidstadium II als echte Gastrula und das ihr vorhergehende Einstülpungsstadium als Pseudogastrula betrachten. Wir werden diese beiden gegenüberstehenden Ansichten am besten auseinandersetzen, indem wir uns an zwei extreme Beispiele, an die Metamorphose der Cornacuspongien für die erstere Auffassung, an die von Oscarella für die Illustrirung der zweiten Ansicht halten.

Die erstere Auffassung stützt sich, wie gesagt, hauptsächlich auf die Entwicklungsvorgänge der Cornacuspongien und wird derzeit von Maas und Delage vertreten, nachdem schon Balfour die Umkehrung der Schichten bei den Spongien in ähnlicher Weise gedeutet hatte. Nach dieser Anschauung entspricht die freischwimmende Parenchymellalarve vollständig einer Cnidaria-Planula. Das Innenparenchym, durch einen Vorgang echter Epibolie ins Innere gelangt, stellt das Entoderm, das Geisselepithel das Ectoderm der Larve dar. Der beim Schwimmen nach vorne gerichtete Pol ist, wie bei der Cnidaria-Planula, der animale Pol, und wie die letztere, so setzt sich auch die Spongienlarve mit diesem Pole fest — kurz die Uebereinstimmung in der Entwicklung beider Gruppen ist bis zu diesem Stadium

eine sehr weitgehende. Aber von nun an trennen sich die Wege. Während bei der Cnidaria-Planula aus dem Ectoderm der Larve die Hautschicht des Polypen und aus ihrem Entoderm die Darmauskleidung hervorgeht, erfolgt nun bei den Poriferen jene Umkehrung der Schichten, die ein so erstaunliches Phänomen in der Entwicklungsweise dieser Thiergruppe bildet. Nun rückt das Ectoderm in das Körperinnere und liefert die verdauende Schicht der Kragengeisselzellen, während das primäre Entoderm an die Oberfläche gelangt, um dort zur Dermalschicht zu werden. Diese Auffassung ist offenbar durch die weitgehende Uebereinstimmung, welche die ersten Stadien der Cornacuspongien bis zum Gastruloidstadium I mit der Entwicklungsweise anderer Metazoen, und vor Allem der Cnidaria, zeigen, gut gestützt. Sie leidet aber an der Schwierigkeit, dass wir uns die späteren Vorgänge in keiner Weise zu erklären vermögen. Wenn wir dieselben ins Phylogenetische übertragen denken, so ist nicht abzusehen, durch welche Einwirkungen eine thierische Form zu einer derartigen Umkehrung ihrer Schichten unter gleichzeitigem Functionswechsel derselben veranlasst worden sein soll. In der That fehlen auch alle Ansätze, durch irgend eine Theorie diese Processe verständlich zu machen. Gewisse Andeutungen, die Balfour diesbezüglich versucht hat, sind jetzt wohl als überholt zu betrachten. Balfour glaubte, dass die verdauenden Fähigkeiten in der Dermalschicht localisirt seien, während es jetzt wohl als ausgemacht gelten kann, dass die Kragengeisselzellen der Wimperkörbe die Function intracellulärer Verdauung ausüben.

Würden wir von der ganzen Spongienentwicklung nur die Oscarella-Entwicklung kennen, so würden sich für die Auffassung der Keimblätterbildung dieser Gruppe keine besonderen Schwierigkeiten ergeben. Wir würden dann zur zweiten, der oben characterisirten Auffassungen gelangen, welche im Gastruloidstadium II die wirkliche Gastrula der Spongien erblickt. Bei Oscarella entsteht durch reguläre Furchung eine bewimperte Coeloblastula. Während des Umherschwimmens machen sich bereits die Anfänge der Mesenchymbildung bemerkbar. Erst im Momente der Festsetzung erfolgt die Ausbildung einer Invaginationsgastrula. Aus dem Ectoderm der Larve geht die Dermalschicht des ausgebildeten Thieres, aus dem Entoderm die Schicht der Kragenzellen in den Wimperkörben, also die nahrungsaufnehmende Schicht der ausgebildeten Form hervor. Die für die erste Auffassungsweise gekennzeichneten Schwierigkeiten sind bei Betrachtung der Oscarella-Entwicklung gar nicht vorhanden. Auffällig mag es vielleicht erscheinen, dass die freischwimmende Larve von Oscarella dann mit dem entodermalen Pole nach vorne zu schwimmt, während die Cnidaria-Planulae regelmässig den Entodermpol nach hinten gerichtet haben. Aber es ist wohl zulässig und nicht allzu gewagt, bei einer Gruppe eine Umkehrung in der Richtung des Schwimmens, also in einer Lebensgewohnheit der Larve anzunehmen. Die Oscarella-Larve würde also beim Schwimmen den animalen Pol nach hinten gerichtet haben. Es würde sich dementsprechend die Oscarella-Entwicklung auch dadurch von der Cnidaria-Entwicklung unterscheiden, dass bei ersterer Form sich die Festsetzung mit dem Munde des Blastoporus vollzieht, während sich die Cnidaria mit dem animalen Pole anheften. All dies sind keine Schwierigkeiten, die einer solchen Auffassung ernsthaft gefähr-

lich werden könnten. Dagegen ergeben sich bedenkliche Consequenzen, wenn wir die an Oscarella gewonnene Auffassung der Spongien-Entwicklung auf die Typen der Metamorphose der übrigen Formen, also der Cornacuspongien und des Sycandra-Typus zu übertragen versuchen. Wir müssen dann nämlich annehmen, dass in der Entwicklungsweise der letzteren Formen eine „Fälschung“ der Entwicklung vorliegt, dass hier cänogenetisch ein dem Gastrulationsprocess vorhergehendes Stadium mit umgekehrten Keimesschichten (Ectoderm innen und Entoderm aussen) eingeschoben wurde: das Gastruloidstadium I. Man könnte sich hier wohl Etwas construiren, um diese Annahme mundgerecht zu machen, z. B. vorzeitige histologische Sonderung der beiden Schichten, durch welche das Ectoderm die Fähigkeit an der Weiterbewegung der Larve activen Antheil zu nehmen verloren hat. Es musste daher im Interesse rascherer Schwimmbewegung ins Innere verlagert werden. Bei Oscarella und Placina, die vielleicht im Zusammenhang mit ihrer Spiculaarmuth keine so massige Entwicklung der Dermalschicht aufweisen, sei ein solcher Process nicht notwendig gewesen etc. Es ist aber nicht zu leugnen, dass eine solche Vorstellungsreihe den Eindruck des Gekünstelten erweckt. Sie könnte nur als Verlegenheitshypothese in Frage kommen.

Wie die Sachen derzeit liegen, sehen wir keine Möglichkeit, zwischen den beiden hier characterisirten Anschauungsweisen eine Entscheidung zu treffen. Vielleicht erfliesst uns eine solche aus weiteren Untersuchungen. Es sei noch erwähnt, dass die Thatsache, dass bei den Cornacuspongien die Kragengeisselzellschicht aus den Micromeren, das Innenparenchym der Larve aus den Macromeren der Furchungsstadien hervorgeht, nicht als ein strenger oder zwingender Beweis für die Auffassung der ersteren Schicht als Ectoderm angesehen werden kann, seit wir durch die Erforschung der Echinidenentwicklung wissen, dass gelegentlich die Micromeren auch am vegetativen Pole gebildet werden können. Ueberhaupt muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die ersten im Mutterleibe sich abspielenden Entwicklungsvorgänge der Spongien, die Furchung etc., noch verhältnissmässig wenig befriedigend erkannt sind.

Wie immer sich auch in der Zukunft die Auffassung der Spongienentwicklung gestalten mag, nach unserer — schon oben (p. 187) gekennzeichneten — Auffassung kann man bereits jetzt aussprechen, dass aus ihrer Betrachtung für die Keimblätterlehre im Allgemeinen keine Schwierigkeiten erwachsen. Den Spongien kommen jedenfalls wohlcharacterisirte Keimblätter zu. Wir wissen nur derzeit nicht anzugeben, in welchem Stadium der Entwicklung sie zu suchen sind.

2. Die Keimblätterbildung der Arthropoden.

Bei der Keimblätterbildung im ganzen Kreise der Arthropoden zeigen sich — wie überhaupt bei den wesentlichen Processen der Embryonalentwicklung — viele übereinstimmende Züge. Dotterreiche Eier mit superficieller Furchung; die Ausbildung eines Blastodarms, das in seinem Inneren anstatt einer Furchungshöhle eine solide Dottermasse birgt (Periblastula nach Haeckel); die Gastrulation vollzieht sich nur selten in der Form einer Einstülpung; meist erfolgt eine

Immigration von Zellen an einer bestimmten Stelle der Eioberfläche (polare Einwucherung); das Mesoderm ist von Anfang an vielzellig und die Mesodermstreifen wachsen nicht durch teloblastische Hinzubildung von Zellen, sondern durch interstitielles Wachsthum; Urmesodermzellen werden meist vermisst; Cölomsäcke können vollständig fehlen (Crustaceen); wo sie vorkommen, haben sie nur provisorischen Charakter. Sie werden später rückgebildet und durch die definitive Leibeshöhle ersetzt. Der Dotter wird im Allgemeinen durch Vitellophagen bewältigt, abortive Entodermzellen, welche meist an dem Aufbau des Mitteldarms keinen Antheil nehmen. Bei den kleineren, dotterärmeren Eiern der Arthropoden wird der Embryo gleichmässig aus dem ganzen Ei herausdifferenzirt; bei den grösseren, dotterreicheren Eiern dagegen kommt es zu einer Scheidung in einen organbildenden ventralen Abschnitt des Embryos, der als Keimscheibe oder Keimstreif bezeichnet wird, und einen mehr sterilen dotterreichen, dorsal gelegenen Antheil, der wie ein dorsal gelegener Dottersack das Nährmaterial für die Embryonalanlage birgt und erst in den späteren Stadien der Entwicklung von der letzteren (der Keimscheibe resp. dem Keimstreif) umwachsen wird und so in das Innere der Embryonalanlage gelangt. Meist gelangt der Dotter so schliesslich in das Innere des Mitteldarms. Die Blastodermhülle des erwähnten dorsalen „Dottersackes" wird entweder in einen Theil des allgemeinen Ectoderms des Embryos umgewandelt oder aber durch mannigfaltige, besonders bei Insecten zu beobachtende Involutionsprocesse rückgebildet und schliesslich resorbirt.

In Bezug auf die erste Entwicklung des Keimstreifs lassen sich mit Graber zwei Typen unterscheiden: langkeimige und kurzkeimige Formen, je nachdem die erste Anlage des Keimstreifs im Moment ihrer Entstehung bereits aus einer grösseren Zahl von Segmenten besteht, wie dies bei vielen Insecten der Fall ist (Langkeimer), während als Kurzkeimer jene Formen unterschieden werden, bei denen zunächst nur ganz wenige Segmente angelegt werden, daher die Keimstreifanlage im Moment ihres Entstehens auch nur kurz ist. Als Beispiel hierfür kann die Keimscheibe von Astacus oder von Mysis dienen, welche Anfangs nur die Naupliussegmente umfässt.

Wir haben, gewissermassen in Schlagworten, jene allgemeinen Züge der Arthropoden-Entwicklung angedeutet, welche in allen Gruppen wiederkehren. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass die Entwicklungsweise in den verschiedenen Gruppen den mannigfachsten Varianten unterliegt. Die Mannigfaltigkeit ist hier eine ungemein grosse. Sie ist aber keine regellose, sondern gestattet die Zusammenfassung der verschiedenen bei den einzelnen Formen zu beobachtenden Entwicklungstypen in gewisse grössere Gruppen oder Reihen, in denen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Formen zum Ausdruck kommen. Wir möchten ganz im Allgemeinen drei Reihen solcher embryonalen Typen unterscheiden: die erste Reihe umfasst den Formenkreis der Crustaceen, die zweite Reihe die Spinnen und spinnenähnlichen Thiere, unter ihnen auch Limulus, während der dritten Reihe die sogenannten Antennaten (Peripatus, Myriopoden und Insecten zuzurechnen sind. Es wird sich empfehlen, die Keimblätterbildung dieser drei Reihen gesondert zu betrachten.

A. Crustaceen.

a) Formen mit dotterarmen Eiern und determinativem Furchungstypus.

Die Furchung und Keimblätterbildung der Arthropoden ist im Allgemeinen den Fällen nicht-determinativer Entwicklungsweise zuzurechnen. Das Blastoderm, welches, durch superficielle Furchung entstanden, die Keimesoberfläche bedeckt, besteht in der Regel aus zahlreichen Zellen, die an Grösse, Gestalt und histologischer Differenzirung unter einander vollständig übereinstimmen. Die Sonderung der Keimblätter vollzieht sich dann in der Weise, dass eine vielzellige Anlage durch Invagination, meist aber durch Einwucherungsprocesse in die Tiefe verlagert wird. Meist sind die Zellen dieser als „unteres Blatt“ oder als Entoderm und Mesoderm zu bezeichnenden Anlage von den Zellen des allgemeinen Blastoderms Anfangs nur wenig verschieden.

Hiervon machen gewisse Crustaceen, vor Allem aus der Reihe der Entomostraken, eine bemerkenswerthe Ausnahme. Bei diesen schliesst die Furchung mit einem aus wenigen Zellen zusammengesetzten Blastulastadium ab und es treten dann Entoderm und Mesoderm als aus ganz wenig Zellen bestehende Anlagen ins Innere des Keimes. Die Entwicklung hat entschieden determinativen Character, indem das Schicksal einzelner, durch besondere histologische Charactere frühzeitig gekennzeichneter Blastomeren sich genau bestimmen lässt. Waren doch die Mittheilungen Grobben's über die Entwicklung von Moina rectirostris und von Cetochilus (Calanus) septentrionalis überhaupt die ersten unter allen embryologischen Arbeiten, durch welche wir mit einer Entwicklungsweise streng determinativen Characters bekannt wurden. Die Crustaceen dieser Gruppe furchen sich meist total oder, wenn es Formen mit superficieller Furchung sind (wie Moina), so steht ihr Furchungstypus im Allgemeinen dem totalen noch sehr nahe. Die hierher zu rechnenden Formen verdienen unsere Aufmerksamkeit in um so höherem Grade, als sie es offenbar sind, welche den Uebergang von der Entwicklungsweise der Anneliden zu der der Arthropoden vermitteln. Unter allen Arthropoden sind die hier ins Auge zu fassenden Crustaceen die einzigen Formen, welche gewisse entferntere Anklänge an den so scharf characterisirten, durch determinativen Furchungstypus spiraliger Art gekennzeichneten Entwicklungsmodus der Anneliden erkennen lassen. Weder in der Reihe der Arachniden, noch in der der Antennaten (Peripatus nicht ausgenommen) finden sich derartige Anklänge. Auch hier, bei jenen Crustaceen, die offenbar das ursprüngliche Verhalten am reinsten bewahrt haben, finden sich nur Reminiscenzen entfernterer Art.

In diese Gruppe sind zu rechnen: die dotterärmeren Eier einiger Cladoceren, vor Allem Moina (nach Grobben S. 1879), viele Copepoden wie Cetochilus (Calanus nach Grobben S. 1881), Cyclops (nach Urbanowicz S. 1884 und Häcker F. 1892—1902) und viele parasitische Copepoden (Lernaea nach Pedaschenko F. 1899, andere Parasiten nach Mc Clendon F. 1906 und Schimkewitsch F. 1896), die Cirrhipedien (vor Allem nach den Untersuchungen von Bigelow F. 1902), ferner von Malacostraken die Gattungen Leucifer (nach Brooks S. 1883) und Euphausia (nach Sars und Taube 1909).

Die Entwicklungsweise aller dieser Formen hat etwas Uebereinstimmendes. Wir müssen allerdings bekennen, dass die Bilder, welche wir von der Anordnung der Zellen in der Umgegend des Blastoporus bei diesen Formen besitzen, übereinstimmender sind, als die Deutungen, welche die einzelnen Autoren diesen Bildern geben. Die Nachrichten über das spätere Schicksal der einzelnen Zellen lauten noch different und sind zum Theil wohl durch die Untersuchung der späteren Entwicklungsstadien nicht genügend gestützt. Es ist überhaupt ein allgemeines Leidwesen der Celllineage-Forschung, dass die ersten Stadien mit den späteren nicht genügend verknüpft erscheinen. Viele Arbeiten beginnen hoffnungsvoll mit der genauen Schilderung des Furchungsverlaufes. Wenn der Keim aber erst über 100 Zellen besitzt, dann lauten die Nachrichten unbestimmter und die späteren Stadien werden nur noch flüchtig behandelt. Hier werden neuere Untersuchungen einzusetzen haben und auf dem Gebiete der Organogenese, der Herausbildung der einzelnen Organe aus den frühzeitig differenzirten Anlagen ein reiches Feld der Bethätigung finden. Diese Bemerkungen sind ganz allgemein zu verstehen und sollen nicht etwa im Sinne einer abfälligen Kritik der oben angeführten Arbeiten, deren Verdienste wir hoch anerkennen, gedeutet werden. Sie sollen nur dazu dienen, zu erklären, warum wir uns genöthigt sehen, auf diese namhaft gemachten Fälle alle einzeln einzugehen. Wir haben uns nicht für berechtigt gehalten, von den Deutungen der einzelnen Autoren bei der Darstellung der Keimblätterbildung der Crustaceen mit determinativem Typus abzugehen und aus den vorhandenen Bildern etwa ein allgemeines Schema dieser Entwicklungsweise zu abstrahiren, eine Versuchung, welche durch die allgemeine Uebereinstimmung der Zellanordnung bei den verschiedenen Formen nahegelegt erscheint.

Wir beginnen unsere Schilderung mit der Darstellung der Keimblätterbildung der Cirrhipedien nach den bewunderungswürdigen Untersuchungen von Bigelow (F. 1902) an Lepas anatifera und L. fascicularis. Die Furchung ist eine totale, inäquale, und die Gastrulation vollzieht sich durch Epibolie, indem eine grosse, dotterreiche Entodermzelle $d^{5.1}$, welche sich bald in zwei theilt und hierdurch $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$ liefert, von der Micromerenkappe überwachsen wird (Fig. 220). Eine Furchungshöhle ist nur in den ersten Stadien angedeutet. Die ersten Furchungsvorgänge bis zur Ausbildung des Stadiums 8 erinnern an die der Anneliden. Das Stadium 4 ist durch läotrope Theilung entstanden und besteht, wie das entsprechende Stadium von Arenicola (Fig. 40 p. 73), aus drei kleineren Blastomeren (*a*, *b*, *c*) und einer grösseren, dotterreicheren Zelle *d*. Die Anordnung dieser 4 Zellen erinnert ungemein an die des entsprechenden Stadiums von Discocoelis (Fig. 36 p. 64). Die Blastomeren *a* und *c* liegen in einem etwas höheren Niveau, als die Zellen *b* und *d*. Die spätere Medianebene fällt durch die Mitte der Zellen *b* und *d*. In Bezug auf ihr Schicksal unterscheiden sich diese 4 Zellen von denen der Arenicola. Während bei letzterer Form alle 4 Blastomeren dieses Stadiums Macromeren (Entodermzellen) liefern, producirt bei Lepas nur die grössere Zelle *d* die spätere Urentodermzelle, ebenso wie die Urmesodermzelle, während die 3 Zellen *a*, *b* und *c* des Stadiums 4 als Ectomeren zu betrachten sind, aber auch noch — wie wir sehen werden — larvales Mesenchym liefern. Im Stadium 8 haben die genannten 4 Zellen (allerdings nicht durch

dexiotrope Theilung) ein Ectomerenquartett abgeschnürt. Von diesem Stadium ab hat die Furchung deutlich bilateralen Character.

Wir gehen gleich zur Betrachtung des Stadiums 30 über, in welchem die Epibolie schon recht weit gediehen ist. Das ganze Innere des Keimes ist von der grossen Urentodermzelle $d^{5.1}$ (nach der Bezeichnungsweise von BIGELOW) eingenommen, welche sich nun bald theilen wird. Den hinteren Rand des Blastoporus nimmt ihre Schwesterzelle $d^{5.2}$, die Urmesodermzelle ein, welche im Begriffe steht, sich bilateral-symmetrisch zu theilen. Der übrige Urmundrand ist von 4 Zellen $c^{6.3}$, $b^{6.3}$, $b^{6.4}$, $a^{6.3}$ bogenförmig umgeben (Fig. 220 *A*). Diese 4 Zellen theilen sich bei dem nun bald erfolgenden Verschluss

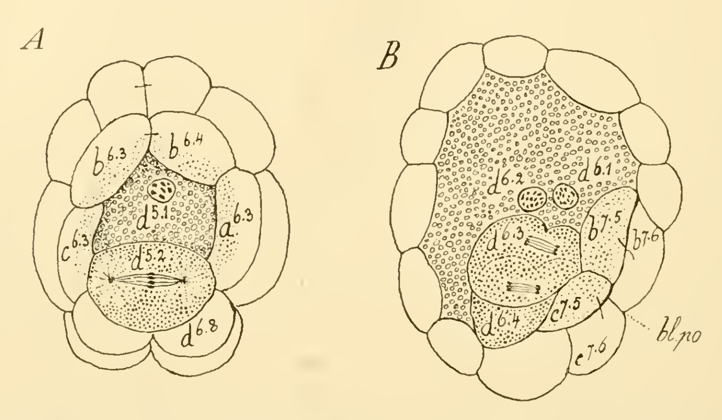


Fig. 220. Keimblätterbildung von Lepas anatifera. (Nach BIGELOW.)

A Stadium 30 vom vegetativen Pole gesehen. Die Urentodermzelle $d^{5.1}$ durch kleine Ringel gekennzeichnet, die Urmesodermzelle $d^{5.2}$ grob punktirt.

B Stadium 62 im optischen Durchschnitt, Seitenansicht. Im Inneren die beiden Entodermkerne $d^{6.1}$ und $d^{6.2}$, durch Theilung von $d^{5.1}$ (in Fig. *A*) entstanden. Zwei Urmesodermzellen im Inneren $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ sind durch Theilung von $d^{5.2}$ (in Fig. *A*) hervorgegangen und hier schon wieder in der nächsten Theilung begriffen, wodurch vier Mesodermzellen entstehen. In der Umgegend des sehr verengten Blastoporus (*bl.po*) sind die larvalen Mesenchymzellen $b^{7.5}$ und $c^{7.5}$ (fein punktirt) nach innen getreten; diese Zellen, sowie die Ectodermzellen $b^{7.6}$ und $c^{7.6}$ entstammen durch differentielle Theilung den Zellen $b^{6.3}$ und $c^{6.3}$ der Fig. *A*.

des Urmundes mit radiär und etwas schräg nach innen gerichteten Spindeln. Die Theilung ist eine differentielle. Nach innen werden die Zellen $c^{7.5}$, $b^{7.5}$, $b^{7.7}$ und $a^{7.5}$ abgegeben (Fig. 221). Sie werden von BIGELOW als larvale Mesenchymzellen in Anspruch genommen und sollen dazu bestimmt sein, Musculatur und Bindegewebe des Nauplius zu liefern. Ihre vier Schwesterzellen $c^{7.6}$, $b^{7.6}$, $b^{7.8}$ und $a^{7.6}$ sind Ectodermzellen und betheiligen sich am Schluss des Blastoporus (Fig. 221 *B*). Die Stelle des Urmundschlusses entspricht dem Hinterende der späteren Ventralseite und ungefähr der Lage der späteren Afteröffnung.

Es sei erwähnt, dass die Entwicklung von Lepas entferntere Anklänge an die Rotatorien-Entwicklung aufweist, so vor Allem in dem Umstande, dass hier wie dort von den 4 Zellen des Stadiums 4 nur die hintere Zelle *d* Entodermelemente liefert. Auch eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entwicklungsweise der Nematoden ist hervortretend. Wenn wir unsere Fig. 220 *A* mit dem Bilde von

Ascaris (Fig. 24 p. 46) vergleichen, so ist eine entfernte Aehnlichkeit der Zellgruppirung nicht zu verkennen.

Hier schliessen sich zunächst die freilebenden Copepoden an, deren Furchung Anfangs eine rein totale ist und später nur dadurch an die superficielle Furchung erinnert, dass spärliche Dottermassen (sowie auch der Richtungskörper) in die kleine Furchungshöhle abgegeben werden. Schon im Stadium 32 ist eine bilateral-symmetrische Anordnung der Elemente und eine histologische Differenzirung derselben zu erkennen. Wir finden nach GROBBEN (S. 1881) bei Cetochilus (Calanus) septentrionalis an der Bauchseite des

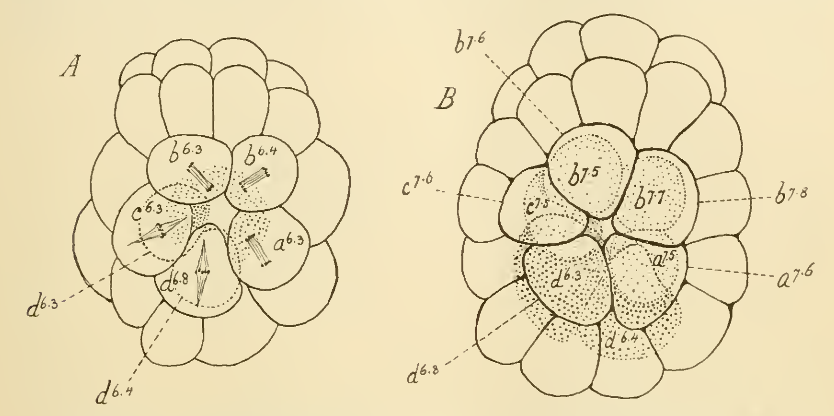


Fig. 221. Keimblätterbildung von Lepas anatifera. (Nach BIGELOW.)

A Uebergang zum Stadium 62. Ansicht von der vegetativen Seite. Blastoporus verengt. Die beiden Urmesodermzellen $d^{6.3}$ und $d^{6.4}$ (punktirt umrandet) sind ins Innere aufgenommen. Die Zellen $c^{6.3}$, $b^{6.3}$, $b^{6.4}$ und $a^{6.3}$ mit Spindeln für die nächstfolgende differentielle Theilung, durch welche die larvalen Mesenchymzellen $c^{7.5}$, $b^{7.5}$, $b^{7.7}$ und $a^{7.5}$ nach innen gegen den Blastoporus abgegeben werden. Vgl. Fig. 220 *A*.

B Stadium 64 von der vegetativen Seite. Die beiden Urmesodermzellen $d^{6.3}$ und $^{6.4}$ (grob punktirt) und die 4 larvalen Mesenchymzellen $c^{7.5}$, $b^{7.5}$, $b^{7.7}$ und $a^{7.5}$ (fein punktirt) sind ins Innere getreten und schimmern durch die Ectodermzellen hindurch. Vgl. Fig. 220 *B*.

Keimes eine dotterreiche centrale Entodermzelle (*cn* in Fig. 222) und vor ihr eine kleine vordere Entodermzelle (*vn*). Die vier symmetrisch an den Seiten dieser beiden Zellen vertheilten Blastomeren (Seitenzellen) liefern später durch differentielle Theilung sowohl Elemente des Entoderms als des Ectoderms. In einem späteren Stadium sind nämlich von ihnen die 4 seitlichen Entodermzellen (*sn* in Fig. 222 *B*) abgeschnürt worden, während die 4 Schwesterzellen als Ectodermzellen den Blastoporusrand umgeben. Die hinter der centralen Entodermzelle gelegene Furchungskugel (*u*) theilt sich später in vier Elemente, von denen die beiden grösseren, vorderen, die Urmesodermzellen repräsentiren (Fig. 222 *B*, *um*), während die beiden hinteren zu Ectodermelementen werden. Wir haben nun eine aus 7 Zellen bestehende Entodermanlage, hinter welcher die 2 Urmesodermzellen (*um*) gelegen sind.

Nun liefern die beiden Mesodermzellen durch Theilung zwei lateral gelegene Elemente (*m*), während die verbleibenden medialen Zellen (*um*) von GROBBEN als Polzellen der späteren Mesodermstreifen betrachtet werden. Es muss allerdings erwähnt werden, dass alle Angaben über eine eigentliche teloblastische Entstehung der

Mesodermstreifen, wie sie bei Anneliden und Mollusken vorkommt, bei den Crustaceen mehr zweifelhaft erscheinen. Die diesbezüglichen Bilder sind hier weniger deutlich. Die genannten 4 Mesodermzellen rücken nun in die Furchungshöhle und bald darauf werden die Entodermelemente hoch prismatisch und in das Innere gedrängt durch einen Process, welcher mehr einer Einwucherung als einer eigentlichen Einstülpung zu vergleichen ist. Das Entoderm wird schliesslich durch den Schluss des Blastoporus zu einem rings abgeschlossenen Säckchen umgebildet. Der Gastrulamund entspricht seiner Lage nach der späteren Ventralseite und schliesst sich spaltförmig in der Richtung von vorne nach hinten (Fig. 222 *D*). Die am spätesten zum Verschluss kommende Partie entspricht ungefähr der Lage der späteren Afteröffnung.

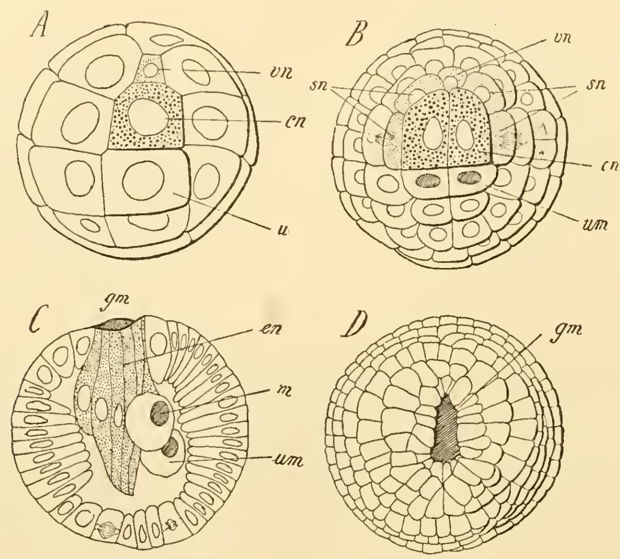


Fig. 222. Keimblätterbildung von Calanus (Cetochilus) septentrionalis. (Nach GROBBEN.)

A Stadium 32 von der Ventralseite, *B* späteres Stadium, dieselbe Ansicht; das Entoderm besteht nun aus den beiden centralen Entodermzellen *cn*, aus den 4 seitlichen Entodermzellen *sn* und aus der kleinen vorderen Entodermzelle *vn*: im Ganzen 7 Zellen. Dahinter die beiden Urmesodermzellen *um*. *C* Gastrulastadium im Längsschnitt, *D* Gastrulastadium von der Bauchseite gesehen. Schliessung des Gastrulamundes.

cn centrale Entodermzelle, *gm* Gastrulamund, *m* Mesodermzelle, *sn* seitliche Entodermzellen, *um* Urmesodermzellen, *vn* vordere Entodermzelle.

Wenn wir die Fig. 222 *B* von Cetochilus mit den für Lepas gegebenen Bildern (Fig. 220) vergleichen, so zeigt sich eigentlich eine vollständige Uebereinstimmung. In beiden Fällen haben wir eine (resp. zwei) centrale Entodermzellen, an welche sich hinten die Urmesodermzellen anschliessen, während sie vorn und zu den Seiten von 4 Zellen flankirt werden, deren Entstehung durch differentielle Theilung in beiden Fällen eine ganz übereinstimmende ist. Letztere wurden von GROBBEN als seitliche Entodermzellen in Anspruch genommen, während sie BIGELOW als larvale Mesenchymzellen bezeichnet.

URBANOVICZ hat die Bilder von Cyclops ganz im Sinne der BIGELOW'schen Annahmen gedeutet. Nach ihm wird zunächst nur

eine Entodermzelle in die Tiefe versenkt, über welche der Blastoporus sich schliesst, worauf aus dieser Zelle durch Theilung die ganze Entodermanlage hervorgeht. Hierauf soll durch Abschnürung von Ectodermelementen im Umkreise des Blastoporus ein larvales Mesenchym geliefert werden, aus welchem die meisten mesodermalen Bildungen des Nauplius hervorgehen, während das eigentliche Mesoderm eine spätere secundäre Bildung ist, welche wahrscheinlich dem Entoderm entstammt und ausschliesslich den Mesodermstreif liefert.

Dagegen besteht nach Häcker (F. 1902) die Entodermplatte im Momente der Einstülpung aus circa 10—11 hohen prismatischen Zellen. Sie stammen von den zwei centralen Entodermzellen (*cn*) in Fig. 223, ferner von den vier seitlichen Elementen (*sn*) und wahrscheinlich von der vorderen Zelle *vn*, welche der vorderen Entodermzelle von Cetochilus gleichzusetzen ist. Die in Fig. 223 angegebene hintere unpaare Zelle *s* ist eine Keimbahnzelle (Stammzelle), welche nach ihrer Versenkung ins Innere durch Theilung die beiden Urgenitalzellen hervorgehen lässt. Sie würde der Lage nach den Urmesodermzellen (*um*) von Cetochilus zu vergleichen sein. Häcker konnte bei Cyclops die Keimbahnzellen vom Beginn der Furchung bis zur vollendeten Gastrulation verfolgen, und zwar sind sie durch das Auftreten färbbarer Körnchen im Zellplasma im Momente der Theilung gekennzeichnet, während die Körnchen im Stadium der Ruhe wieder verschwinden. Diese Processe erinnern entfernt an die histologischen Veränderungen, durch welche die Keimbahnzellen von Ascaris nach Boveri u. A. kenntlich erscheinen (vgl. Allg. Th., II. Abschn. p. 374). Im Allgemeinen werden wir sagen dürfen, dass die Uebereinstimmung in den ersten Entwicklungsvorgängen der Cirrhipedien und der freilebenden Copepoden eine ungemein weitgehende ist.

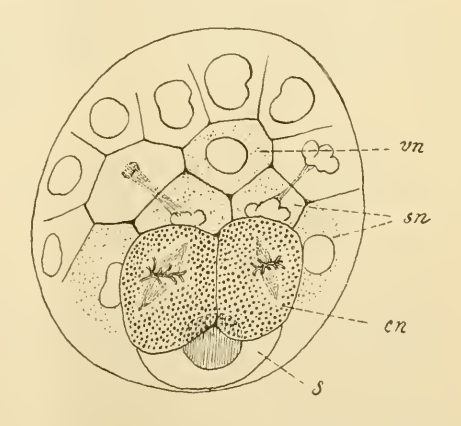


Fig. 223. Endstadium der Furchung von Cyclops brevicornis, Stadium 123 in Ansicht vom vegetativen Pole. (Nach Häcker.)
Bezüglich der Deutung der einzelnen Zellen wurde Calanus (Cetochilus) septentrionalis nach Grobben zum Vergleich herangezogen (vgl. Fig. 222 *B*). *cn* centrale Entodermzellen, *sn* seitliche Entodermzellen, *vn* vordere Entodermzelle, *s* Keimbahnzelle (Stammzelle).

Hier schliessen sich die parasitären Copepoden an. Die Angaben von Schimkewitsch, die deshalb werthvoll sind, weil sie sich über eine ganze Reihe von Formen erstrecken, gehen zwar nicht so weit ins Detail, um eine Zurückführung der Keimblätter auf bestimmte Furchungszellen zu ermöglichen. Immerhin lassen sie erkennen, dass manche der hierher zu rechnenden Formen sich in ihrer Entwicklungsweise nahe an Cetochilus und Cyclops anschliessen. Eine genauere Darstellung der Zellfolgen (cell-lineage) verdanken wir für Lernaea branchialis D. Pedaschenko und für Laemargus muricatus, Pandarus sinuatus und einen Dichelestiiden

J. F. Mc Clendon. Es handelt sich hier um dotterreiche, dorsoventral flachgedrückte Eier, welche in den Eiersäcken geldrollenartig hinter einander gereiht sind. Die Furchung ist im Allgemeinen eine totale inäquale und weist eine gewisse Aehnlichkeit mit den Zellfolgen der Lepaden auf. Die entodermale Dottermasse, welche von dem Blastoderm epibolisch überwachsen wird, furcht sich nicht durch, sondern es entstehen in ihr durch Kernvermehrung sogenannte „Dotterzellen", aus denen später die Mitteldarmanlage hervorgeht. Während der Ueberwachsung entstehen vom Rande des Blastoderms mesodermale Elemente zweierlei Art: 1) eine Gruppe von 4 ursprünglich ventralwärts gelegenen Urgenitalzellen und 2) larvales Mesenchym, welches die Mesodermgebilde des Nauplius liefert.

Von Cladoceren schliesst sich hier nach den Untersuchungen Grobben's das Sommerei von Moina an, der einzige bisher bekannt gewordene Fall determinativer Entwicklung bei einem Phyllopoden, während die anderen auf ihre Embryologie untersuchten Phyllopodenformen, so Branchipus nach Brauer, Leptodora nach Samter, verschiedene Cladoceren nach Lebedinsky, Samassa, Häcker, der das Winterei von Moina untersuchte, Sudler (Penilia Schmackeri), Agar 1908 (Holopedium gibberum)

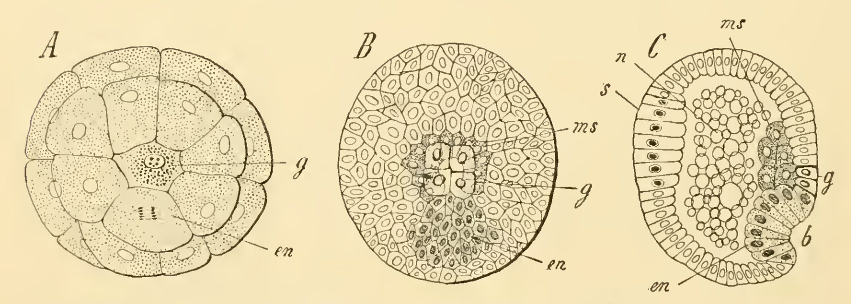


Fig. 224. Drei Entwicklungsstadien des Sommereies von Moina. (Nach Grobben.) *A* Stadium 32 vom vegetativen Pole aus gesehen, *B* Blastulastadium in derselben Ansicht, *C* Gastrulastadium im Medianschnitt.

b Blastoporus, *en* Entodermzellen, *g* Genitalzellen, *ms* Mesodermzellen, *n* Nahrungsdotter, *s* Scheitelplatte.

verschiedene Arten der Keimblätterbildung bei nicht determinativer Entwicklungsweise zeigten. Es handelt sich bei den letztgenannten Formen entweder um Ausbildung einer kleinen Gastrulaeinstülpung, wie bei Branchipus, oder um Versenkung einer Entodermplatte, wie bei Leptodora, oder um das Vorhandensein einer vielzelligen Einwucherung des unteren Blattes, so bei den meisten untersuchten Cladoceren. Wir müssen erwähnen, dass Samassa die Befunde Grobben's für das Sommerei von Moina rectirostris durch seine Nachuntersuchungen an dieser Form nicht bestätigt fand. Er konnte sich bei Moina von einer so frühzeitigen histologischen Differenzirung, wie sie Grobben angab, nicht überzeugen. Auch bei dieser Form vollziehe sich nach ihm, wie bei den Cladoceren überhaupt, die Sonderung der Keimblätter durch vielzellige Einwucherung eines unteren Blattes von einer der Ventralseite des Embryos angehörigen sogenannten Blastozone aus. Ein derartiger negativer Befund fällt gegenüber den bestimmten Angaben eines anerkannt

gewissenhaften Beobachters wohl überhaupt weniger ins Gewicht. Es mag den angewandten Methoden zuzuschreiben sein, wenn Samassa die von Grobben erkannten feineren histologischen Differenzen der Blastomeren in früheren Stadien nicht erkennen konnte. Wir halten an der Richtigkeit der Grobben'schen Darstellung fest. Zunächst ist durch das Bekanntwerden von Fällen determinativer Entwicklung bei anderen Entomostraken (so bei Cirripedien und Copepoden) mit ähnlicher Zellgruppirung im Bereiche des Blastoporus für die Grobben'schen Angaben ein gewisser Grad innerer Wahrscheinlichkeit erwachsen. Ferner erinnern wir uns, vor Jahren Präparate Grobben's gesehen zu haben, welche die von ihm angegebenen und in Fig. 224 dargestellten histologischen Differenzen der Blastomeren (differentes Aussehen der Kerne, Unterschiede in Bezug auf den Körnchenreichthum des Zellplasmas etc.) in aller wünschenswerthen Deutlichkeit erkennen liessen. Es handelt sich bei Moina, wie bei den Lepaden und Copepoden ursprünglich um zwei hinter einander liegende centrale Zellen (Fig. 224 *A*, *g* u. *en*), welche sich später theilen (Fig. 224 *B*) und vorne von einer bogenförmig angeordneten Mesodermanlage umgeben werden. Die letztere könnte direct mit dem larvalen Mesenchym von Lepas verglichen werden.

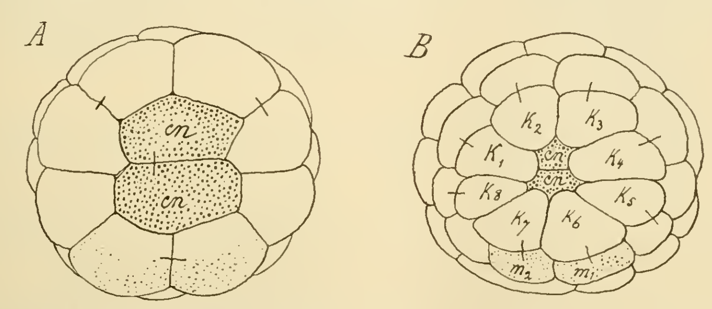


Fig. 225. Furchungsstadien von Euphausiden. Ansicht vom vegetativen Pole. Schematisch. (Nach E. Taube.)

A Stadium 32, *B* Stadium 62, hier sind die beiden centralen Entodermzellen (*cn*) bereits in die Tiefe versenkt.

cn centrale Entodermzellen, m_1 und m_2 Urzellen des Mesenchyms, k_1—k_8 Kranzzellen.

Doch soll nach Grobben von den beiden central gelegenen Zellen die vordere, körnchenreichere als Urgenitalzelle fungiren. Bezüglich aller weiteren Details verweisen wir auf unsere Schilderung im Spec. Theil (1. Aufl.) p. 326 u. ff. Man sieht, dass eine gewisse, wenn auch entferntere Uebereinstimmung bezüglich der Zellgruppirung mit den früher erwähnten Fällen nicht zu verkennen ist; doch scheint Moina den übrigen Formen etwas ferner zu stehen. Wahrscheinlich dürfen wir annehmen, dass bei Moina, wie auch bei Polyphemus und Bythotrephes die Dotterarmuth des Eies auf secundäre Veränderungen zurückzuführen ist, indem die Ernährung mittelst des in den Brutraum transsudirten Blutplasmas die Beigabe von Nahrungsdotter für den Embryo überflüssig machte.

Von Malakostraken schliessen sich hier Lucifer und die Euphausiden an. Ueber die Vorgänge bei den Euphausiden sind wir durch eine kürzere Mittheilung von G. O. Sars (F. 1898) und durch die neueren schönen Untersuchungen von

Erwin Taube (1909) unterrichtet, welcher den ganzen Furchungsverlauf dieser Form einer eingehenden Analyse unterzogen hat. Das Euphausidenei lässt im Stadium 32 bei der Ansicht vom vegetativen Pole zwei centrale Zellen (*cn*) erkennen (Fig. 225), umgeben von einem Kranz von 8 Zellen, welche sich durch ihre Grösse von denen der animalen Hemisphäre unterscheiden. Im darauffolgenden Stadium 62 (Fig. 225 *B*) sind die beiden Urentodermzellen bereits in die Tiefe gerückt. Die 8 sie umgebenden Zellen des Stadiums 32 haben sich nun mit radiär gelagerten Spindeln getheilt, so dass je ein äusseres und ein inneres (den Blastoporus begrenzendes) Element geliefert wurde. Von den 8 äusseren Elementen interessiren uns nur die des hinteren Paares m_1 und m_2; sie werden von Taube als Urmesenchymzellen bezeichnet und sollen „die Anlage der grossen Muskeln liefern, welche beim Nauplius vom Rücken zu den Extremitäten hinziehen". Die übrigen Zellen des äusseren Kranzes werden zu Ectodermzellen. Die 8 Zellen des inneren Kranzes (Kranzzellen k_1—k_8) theilen sich im Folgenden mit derart schräg gestellten Spindeln (Fig. 226), dass sie nach innen ein Octett von Zellen abgeben, welches dazu bestimmt ist, die Entodermzellmasse zu completiren.

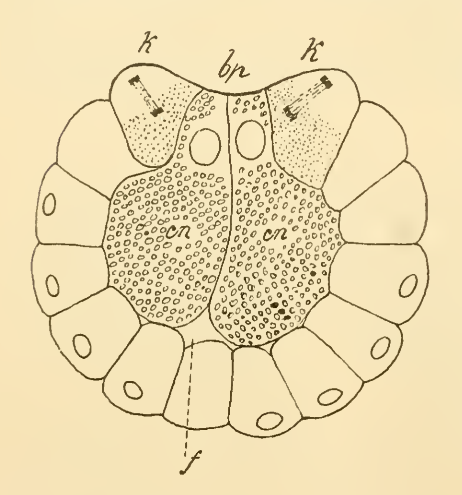


Fig. 226. Euphausidenei im Gastrulastadium (116 Zellen), Medianschnitt, schematisch. (Nach E. Taube.) Im Inneren die beiden centralen Entodermzellen (*cn*), in den Kranzzellen *k* zunächst dem Blastoporus radiär gestellte Spindeln zur nächsten differentiellen Theilung, durch welche secundäre Entodermelemente entsprechend der punktirten Partie nach innen abgegeben werden. *f* Rest des Blastocöls, *bp* Blastoporus.

Die Mittheilungen von Brooks über die Entwicklung von Lucifer sind etwas fragmentarischer Art. Die Furchung ist, wie bei Euphausia, eine totale und annähernd äquale (Fig. 227 *A*). An der Coeloblastula (Fig. 227 *B*) kann man eine körnchenreiche centrale Zelle (*c*) erkennen, welche sich bald durch Theilung verdoppelt. Taube meint, dass diese beiden centralen Zellen den von ihm bei Euphausia gefundenen beiden centralen Entodermzellen gleichzusetzen seien. Diese körnchenreichen Elemente, welche bald durch weitere Theilung auf vier vermehrt werden, gelangen bei der Ausbildung der Invaginationsgastrula (Fig. 227 *C*) an den Gipfel der Urdarmeinstülpung. Man müsste sodann die übrigen Elemente des Urdarms den bei Euphausia von den Kranzzellen gelieferten Entodermzellen homologisiren. Das spätere Schicksal der *c*-Zellen ist noch unaufgeklärt. Brooks glaubt, dass sie sich in eine centrale Portion und eine periphere, die Entoderm liefert, theilen. Die centralen Dotterballen werden als rudimentäre Dotterpyramiden betrachtet, welche den primären Dotterpyramiden von Astacus und Palämon entsprechen würden.

Fassen wir das Gesagte über die hier behandelten Fälle von determinativer Entwicklung bei Crustaceen zusammen, so kann man vielleicht sagen: es handelt sich eigentlich meist um zwei central gelegene Zellen, welche entweder beide Urentodermzellen sind, von denen aber auch eine als Urgenitalzelle fungiren kann. Nach hinten zu schliessen sich ihnen in vielen Fällen zwei Urmesodermzellen an. Vorne und seitlich sind die beiden centralen Zellen von einem Bogen oder Halbkreis von Zellen umgeben, welche von manchen Autoren als larvales Mesenchym, von anderen als Entoderm in Anspruch genommen werden. Die z. B. bei Lepas erkannte Trennung der Mesodermanlage in zwei ihrem Ursprunge nach verschiedene Theile

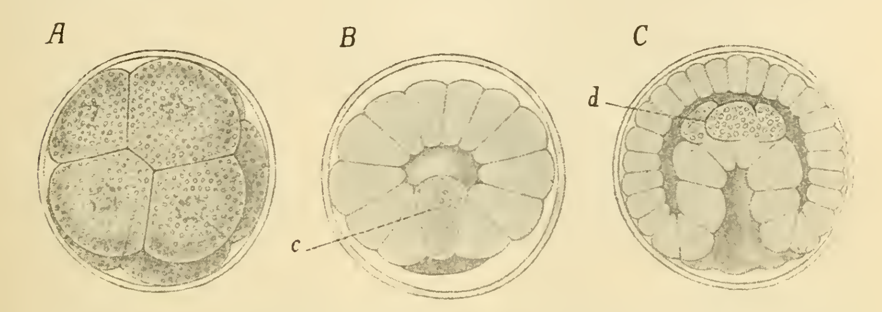


Fig. 227. Drei Entwicklungsstadien des Eies von Lucifer. (Nach BROOKS.) *A* Stadium 8, *B* Blastulastadium mit centraler Furchungshöhle, *C* Gastrulastadium, *d* dotterhaltige Theilstücke von der Zelle *c* stammend.

(Urmesoderm und larvales Mesenchym) würde an die Verhältnisse der Anneliden und Mollusken erinnern, bei denen das Urmesoderm der Zelle 4*d* entstammt, während das larvale Mesenchym den Ectomerenquartetten, meist dem dritten Quartett, entstammt (vgl. Cap. Furchung p. 111). Auf gewisse Aehnlichkeiten, welche der erste Furchungsverlauf von Lepas mit den Anneliden darbietet, haben wir oben hingewiesen. Im Allgemeinen ist das hier behandelte Gebiet noch wenig geklärt; doch musste auf jene Züge der Crustaceen-Entwicklung, welche möglicherweise den Anschluss an die Anneliden vermitteln, hingewiesen werden.

b) Formen mit Bildung des Mitteldarms unter Filtration des Nahrungsdotters (Astacus-Typus).

Die Keimblätterbildung der dotterreicheren Crustaceeneier erscheint durch das Vorhandensein einer mehr inactiven Dottermasse und durch die Einrichtungen zur Bewältigung derselben mehr oder weniger verändert. Es entwickelt sich hier jener Gegensatz zwischen einem embryobildenden Bezirk des Blastoderms (Keimscheibe oder Keimstreif, in denen zunächst die Ventralseite des Embryos zur Anlage kommt) und einem dieser Keimscheibe dorsalwärts aufgelagerten Dottersack, von welchem wir oben (p. 325) gesprochen haben.

Der Nahrungsdotter gelangt durch die eigenthümliche Form der superficiellen Furchung scheinbar ins Blastocöl. Er würde sonach bei der nun folgenden Gastrulation ursprünglich den Raum zwischen dem Gastrulasäckchen und dem Ectoderm einnehmen und müsste

also in die primäre Leibeshöhle gelangen. Bei den meisten Formen der Crustaceen bleibt er nun nicht in der Leibeshöhle, sondern wird durch Verlagerungsprocesse, die wir hier näher zu schildern haben, ins Innere des Mitteldarms aufgenommen, wo er seiner endgültigen Auflösung und Resorption anheimfällt. Eine Ausnahme machen in dieser Beziehung, soviel uns bekannt ist, nur die Cladoceren, bei denen sich die Mitteldarmanlage ohne Antheilnahme des Nahrungsdotters entwickelt. Es bildet sich hier, wie dies schon Grobben für Moina u. A. (Lebedinsky, Häcker, Samassa, Samter u. A.) für andere Cladoceren schilderten, aus der zelligen Entodermanlage direct ein das Stomodaeum mit dem Proctodaeum verbindender Zellstrang aus, der später ein Lumen gewinnt und zum Mitteldarm wird. Der Nahrungsdotter verbleibt in der Leibeshöhle. Er wird von amöboiden, den Dotter verarbeitenden Elementen, sogenannten Vitellophagen, durchwandert, welche hier vielleicht dem Mesoderm entstammen und später als Fettkörperzellen erhalten bleiben sollen.

Die vorhandene Nahrungsdotteransammlung beeinflusst auch die Form der Gastrulation. Eine eigentliche Einstülpung kommt bei Crustaceen verhältnissmässig selten zur Entwicklung. Sie ist meist durch die Form der Einwucherung ersetzt. Wir finden eine Invaginationsgastrula bei Lucifer nach Brooks (Fig. 227 *C*), auch eine verhältnissmässig kleine Invagination bei Branchipus nach Brauer. Bei den freilebenden und vielen parasitären Copepoden ist an Stelle der Einstülpung eine wenigzellige Einwucherung getreten. Ebenso wohl auch bei Moina, ferner bei Euphausia. Bei Lepas und manchen parasitären Copepoden, wie Lernaea und den von Mc Clendon beschriebenen Formen, findet sich eine epibolische Gastrula.

Recht ursprüngliche Verhältnisse der Keimblätterbildung weist Astacus auf. Die bei dieser Form von Reichenbach festgestellten Vorgänge können als Ausgangspunkt der Betrachtung der Keimblätterbildung der Decapoden dienen. Es wird hier durch Invagination ein Gastrulasäckchen gebildet, welches in den Mitteldarm übergeht, ohne dass die Zellen seiner Wand ihren Zusammenhang verlieren. Der Nahrungsdotter, welcher ursprünglich in der primären Leibeshöhle liegt, wird von diesen Zellen aufgenommen und von ihnen später ins Innere des Mitteldarms abgegeben. Er rückt durch die Mitteldarmwand wie durch ein Filter hindurch.

In den späteren Stadien der Furchung von Astacus zerfällt, wie wir gesehen haben, der Nahrungsdotter in die sogenannten primären oder Rathke'schen Dotterpyramiden, welche als die dotterhaltigen Partien der einzelnen Blastomeren aufzufassen sind und einen rundlichen Centralkörper umschliessen (Fig. 76, p. 124). Letzterer repräsentirt gewissermassen die Dotterfüllmasse des Blastocöls. Recht instructiv ist bezüglich dieser Verhältnisse eine Abbildung, welche Butschinsky für Gebia gegeben hat (1894, Fig. 90), wo die Blastomeren niedriger sind und die centrale Dottermasse umfangreicher ist. Wenn sich das Blastoderm ausbildet, so trennen sich die oberflächlichen, plasmatischen, den Kern enthaltenden Partien der Blastomeren als Blastodermzellen von den primären Dotterpyramiden ab. Letztere fliessen untereinander und mit dem Centralkörper zu einer gemeinsamen Dottermasse zusammen.

Die erste Anlage des Embryos entwickelt sich bei den Decapoden in der Form einer ventralen Blastodermverdickung, welche eigentlich aus 5 getrennten Bildungsherden besteht. Wir unterscheiden die paarigen vorderen Augenlappen (*K* in Fig. 228), weiter hinten die paarigen Thoracoabdominalanlagen (*Ta*) und eine unpaare, hinter diesen gelegene Verdickung, die Entodermscheibe (*ES*), welche später

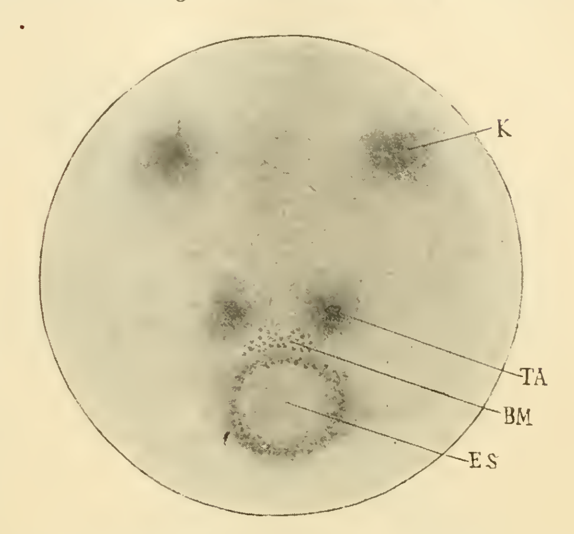


Fig. 228. Kugelabschnitt des Eies mit Embryonalanlage von Astacus fluviatilis. (Nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch.)
BM Bildungszone des Mesoderms, *ES* Entodermscheibe, *K* Kopflappen (Augenanlagen), *TA* Thoracoabdominalanlagen.

durch Einstülpung das Gastrulasäckchen (Fig. 229, 230) liefert. Die Versenkung dieser Entodermplatte vollzieht sich in der Weise, dass zuerst längs ihres vorderen Randes eine halbmondförmige Furche ausgebildet wird, welche sich durch Ausbildung in den lateralen und hinteren Teilen zu einer ringförmigen Furche ergänzt. Die centrale Partie der Entodermplatte bleibt eine Zeit lang als sogenannter Entodermhügel (*eh* in Fig. 230) gegen das Lumen des Urdarmsäckchens vorgewölbt. Es erinnern diese Verhältnisse an die Gastrulationsvorgänge bei Amphioxus und den Amphibien, bei denen auch die centralen Entodermpartien gewissermassen passiv versenkt werden, während der Rand der Entodermscheibe für die Einstülpung die active Zone darstellt. Auch für die Gastrula der Actinien hat Appellöf die Bildung eines derartigen Entodermhügels nachgewiesen.

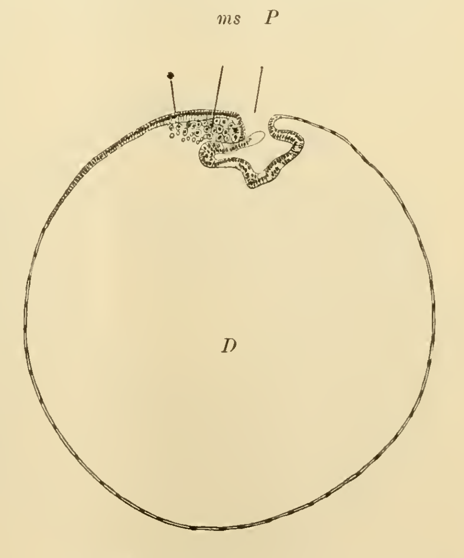


Fig. 229. Längsschnitt durch das Gastrulastadium von Astacus fluviatilis. (Nach Reichenbach, aus Hatschek's Lehrbuch.)
D Dotter, *ms* Mesoderm, *P* Blastoporus, * bezeichnet die Stelle, an welcher das Vorderende des Körpers sich entwickelt.

Nach vollzogener Invagination des Urdarmsäckchens erfolgt der Verschluss des Blastoporus an einer Stelle, welche dem hintersten Theile der Embryonalanlage entspricht. Für alle De-

capoden wird angegeben, dass die Stelle des sich schliessenden Urmundes der späteren Afteröffnung oder einem dicht hinter dieser gelegenen Punkte entspricht. Nur ganz vereinzelt finden sich Angaben,

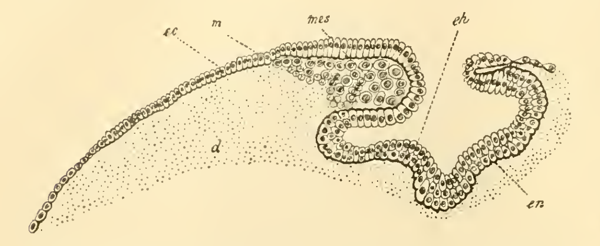


Fig. 230. Medianer Längsschnitt durch das Gastrulastadium von Astacus. (Nach Reichenbach.)
d Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *eh* Entodermhügel, *en* Entoderm, *m* secundäres Mesoderm, *mes* Mesoderm.

welche die Vermuthung aufkommen lassen, dass der Blastoporus theoretisch an der Ventralseite nach vorn verlängert zu denken ist. Derartiges liesse sich aus einer Angabe Weldon's für Crangon herauslesen. Bei Homarus schliesst sich der Blastoporus nach Bumpus und Herrick durch das Zusammenrücken zweier seitlicher Lippen.

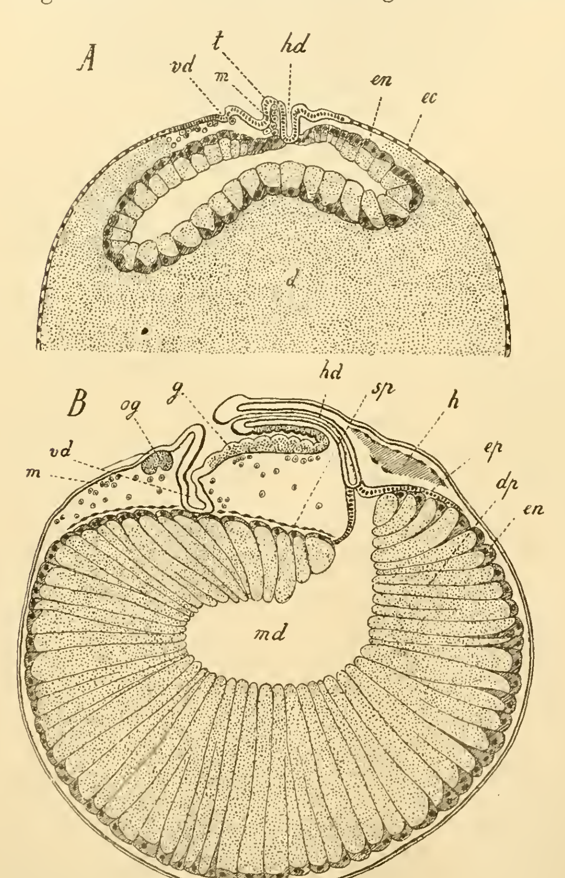


Fig. 231. Mediane Längsschnitte durch zwei Embryonen des Flusskrebses. (Nach Reichenbach.)
A durch das Naupliusstadium, *B* durch das Stadium mit angelegten Gangbeinpaaren.
d Nahrungsdotter, *dp* secundäre Dotterpyramiden, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Entodermplatte, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *h* Herzanlage, *hd* Hinterdarm, *m* Mesoderm, *md* Mitteldarm, *og* oberes Schlundganglion, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vd* Vorderdarm, *t* Thoracoabdominalanlage.

Das Urdarmsäckchen von Astacus ist anfänglich nur wenig umfangreich. Es vergrössert sich aber bald und gleichzeitig vergrössern sich die Zellen seiner Wand durch Aufnahme von Nahrungsdotter (Fig. 231 *A en*), wobei in jeder Zelle das Protoplasma mit dem Zellkern an die äussere Oberfläche des Urdarmsäckchens gedrängt wird, während die aufgenommene Nahrungsdotterportion den

gegen das Urdarmlumen gerichteten Theil der Zelle erfüllt. An dieser Aufnahme des Nahrungsdotters betheiligen sich am regsten die dorsalen und seitlichen Partien des Urdarmsäckchens, während die ventralen Theile desselben, welche mit der übrigen Embryonalanlage in innigerem Contact stehen, weniger daran participiren (Fig. 231 *A*). Wenn schliesslich die ganze Nahrungsdottermasse in die Entodermzellen aufgenommen ist, so werden die letzteren zu ungemein grossen, säulenförmigen, radiär angeordneten Elementen (Fig. 231 *B dp*) ausgedehnt. Man bezeichnet sie dann als die sogenannten secundären Dotterpyramiden. Sie bilden die Wand eines Säckchens, das sich in späteren Stadien in Lappen theilt. Aus ihm geht die Anlage des Mitteldarms und der Leber (Mitteldarmdrüse) hervor, indem sich die Zellen vermehren und ihren Dotterantheil nach innen abstossen. Die secundären Dotterpyramiden zerfallen sodann und werden resorbirt, während die Zellen nun ein die Dottermasse aussen umhüllendes Epithel (Mitteldarmepithel) constituiren. Stomodaeum und Proctodaeum werden durch ectodermale Einstülpung geliefert. An das innere blinde Ende des Proctodaeums schliesst sich eine Partie der Wand des Mitteldarmsäckchens an, welche ganz frei von Dotterelementen ist (Fig. 231 *B ep*). Es wird auf diese Weise entsprechend der Berührungsstelle mit dem Proctodaeum zuerst definitives Mitteldarmepithel entwickelt. Von dieser Stelle aus schreitet dann die Umbildung der dotterreichen Partien des Mitteldarmsäckchens in definitives Mitteldarmepithel seitlich und dorsalwärts fort.

Das Mesoderm entwickelt sich bei Astacus durch eine Zellproliferation vom vorderen Rande der Entodermscheibe (vgl. Fig. 228 *BM* und Fig. 229, 230 *mes*). Es breitet sich dann ziemlich regellos unter der Keimscheibe aus. Eine Anordnung in paarige Mesodermstreifen ist nicht zu erkennen. Von Cölomsäckchen konnte Reichenbach nur im Abdomen eines späten Stadiums mit bereits entwickelten Abdominalbeinen Spuren entdecken. In den vorderen Körperpartien kommen Cölomsäckchen nicht zur Entwicklung; die Leibeshöhle trägt den Character eines Pseudocöls.

c) Formen mit Bildung des Mitteldarms unter Durchwanderung des Nahrungsdotters (Palaemontypus).

Dieser Typus schliesst sich an den vorhergehenden sehr nahe an. Die Unterschiede sind kurz folgende: 1) eine eigentliche Einstülpung kommt nicht mehr oder nur noch andeutungsweise zur Entwicklung. Meist handelt es sich um eine vielzellige, solide Einwucherung von Entodermzellen an derselben Stelle des Keimes, an welcher bei Astacus die Gastrulaeinstülpung ausgebildet wird. Ein Urdarmlumen fehlt; 2) die einwuchernden Zellen zerstreuen sich im Dotter, indem sie denselben als „Dotterzellen", d. h. als amöboide Energiden durchwandern, um sich schliesslich an der Oberfläche der Nahrungsdottermasse zu einem Mitteldarmepithel zu constituiren. Hierbei kann es, wie bei Astacus, zur Ausbildung sogenannter secundärer Dotterpyramiden kommen. Im allgemeinen aber ist weder während der Einwucherung, noch während der Durchwanderung des Dotters von einem epithelialen Zusammenhang der Entodermzellen etwas zu bemerken.

Dieser Typus wurde zuerst von BOBRETZKY für Palaemon erkannt. Er kommt weitaus den meisten Decapoden zu (Ausnahmen: Lucifer und Astacus).

Wir schildern die Vorgänge zunächst für Palaemon (nach BOBRETZKY). Hier wird eine kleine Gastrulaeinstülpung gebildet (Fig. 232 *A*), deren Zellen nach erfolgtem Verschluss des Blastoporus den epithelialen Zusammenhang verlieren. Die Zellen der Seitenwände des primären Entodermsäckchens breiten sich als Mesodermzellen (Fig. 232 *B ms*) unter der Keimscheibe aus, während die dem Boden des Säckchens entstammenden Entodermzellen amöboid in den Dotter eindringen und denselben durchwandern. Es kommt hierbei zu einer Art sogenannter secundärer Dotterfurchung, indem jede der Dotterzellen Nahrungsdotterpartikelchen zu einem Ballen zusammenfasst. Wenn sich schliesslich die Entodermzellen an

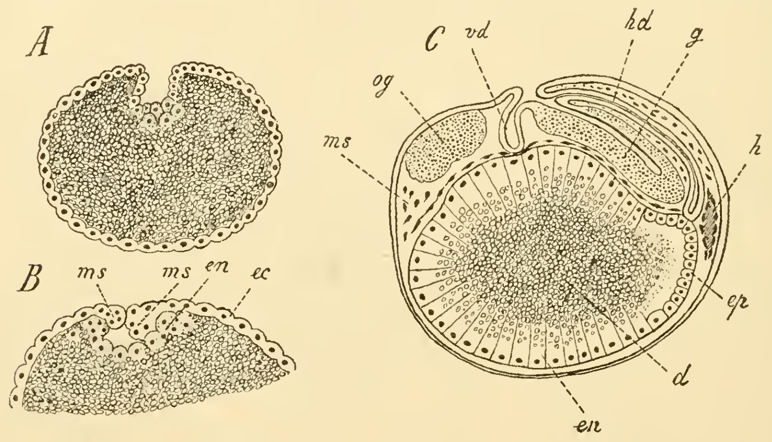


Fig. 232. Drei Schnitte durch den Embryo von Palaemon zur Darstellung der Keimblätterbildung. (Nach BOBRETZKY, copirt aus W. FAXON, Selections from Embryological Monographs.)

A Gastrulastadium, *B* Schliessung des Gastrulamundes, *C* Längsschnitt durch ein späteres Stadium.

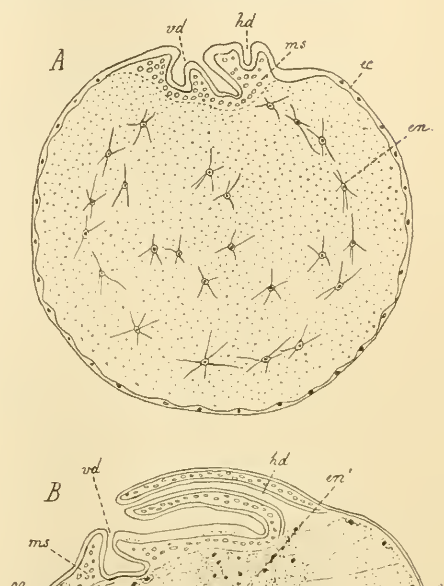
d Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Entodermplatte, *g* Bauchganglienkette, *h* Herzanlage, *hd* Enddarmeinstülpung, *ms* Mesoderm, *og* oberes Schlundganglion, *vd* Vorderdarmeinstülpung.

die Oberfläche des Nahrungsdotters begeben haben, so stellen die ihnen zugehörigen Dotterpartien secundäre Dotterpyramiden dar (Fig. 232 *C*). Die Plasmatheile der Dotterzellen mit ihren Kernen werden später zum Mitteldarmepithel. Es scheint, dass bei Palaemon ein Theil der Dotterzellen an der Bildung des Mitteldarmepithels keinen Antheil nimmt, sondern im Inneren des Dotters verbleibend, mit diesem dem Zerfall und einer schliesslichen Resorption anheimfällt. In diesen Zellen ist das Homologon der für den Mysistypus characteristischen sogenannten Vitellophagen zu erblicken.

Bei den meisten Decapoden kommt aber überhaupt keine Einstülpung mehr zur Ausbildung. An ihrer Stelle entwickelt sich nur ein flaches Grübchen, von dessen Grunde eine celluläre Einwucherung stattfindet. So verhält sich z. B. Crangon nach WELDON (F. 1892), Homarus nach BUMPUS (F. 1891) und HERRICK (F. 1895), Gebia

nach Butschinsky (F. 1894), Stenopus und Alpheus nach Brooks und Herrick (F. 1892), sowie verschiedene von Cano (F. 1892, 1893) untersuchte Formen aus dem Verwandtschaftskreise der Brachyuren, um aus der Fülle der Angaben nur einige hervorzuheben, welche im Speciellen Theile dieses Werkes noch keine Berücksichtigung erfahren haben.

Bei Maja verrucosa findet sich nach Cano eine Zelleinwucherung, welche an der Oberfläche durch ein seichtes Grübchen gekennzeichnet ist (Fig. 233 *A*). Die einwuchernden Zellen werden zum Theil zu Mesodermzellen und breiten sich unter der Embryonalanlage aus (Fig. 233 *B mes*), zum Theil wandern sie amöboid in den Dotter ein (Fig. 233 *B en*). Unter den letzteren haben wir zwei Gruppen zu unterscheiden. Eine Anzahl von amöboiden Dotterzellen bilden zusammen eine Art von Kugelschale, welche sich immer mehr und mehr der Oberfläche des Dotters nähert (Fig. 234 *A*) und schliesslich



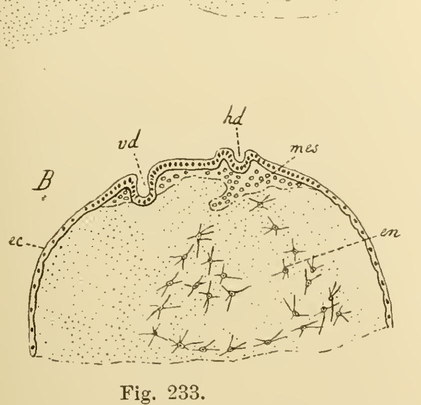


Fig. 233.

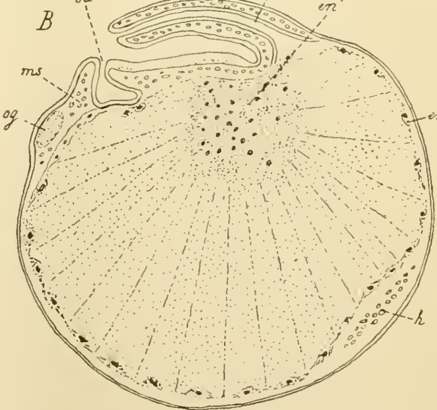


Fig. 234.

Fig. 233. Zwei Medianschnitte durch Embryonen von Maja verrucosa. (Schematisch nach Cano.)

A Gastrulastadium (vgl. Fig. 229), *B* Stadium mit Naupliusgliedmassen (vgl. Fig. 231 *A*).

bp Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *k* Kopflappen (Augenanlagen), *mes* Mesoderm, *hd* Hinterdarm, *vd* Vorderdarm.

Fig. 234. Medianschnitte durch Embryonen von Maja verrucosa. (Schematisch nach Cano.)

A Späteres Naupliusstadium, *B* Stadium mit Anlage der beiden Maxillen (vgl. Fig. 231 *B*).

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* centrale Entodermzellen, *h* Herzanlage, *hd* Hinterdarm, *ms* Mesoderm, *og* Oberschlundganglion, *vd* Vorderdarm.

in der schon geschilderten Weise unter Ausbildung von secundären Dotterpyramiden zur Entwicklung des Mitteldarmepithels führt (Fig. 234 *B en*). Eine Portion von Dotterzellen verbleibt in der Mitte, wo der Dotter frühzeitig zu einer serumähnlichen Masse aufgelöst wird. Nach CANO nehmen alle Dotterzellen an der Bildung des Mitteldarmepithels theil. Die in der Mitte verbliebenen würden dann wahrscheinlich zur Bildung der ventralen Entodermplatte zusammentreten (*en* in Fig. 235), welche nach erfolgtem Durchbruch der Proctodaeumeinstülpung an letztere den Anschluss gewinnt. Es ist nach den Angaben der verschiedenen Autoren nicht ganz leicht, an diesem durch die Abdominalanlage ziehenden, nun einheitlichen Darmrohre den vom Proctodaeum stammenden ectodermalen Antheil von dem später hinzugebildeten entodermalen Theil zu trennen.

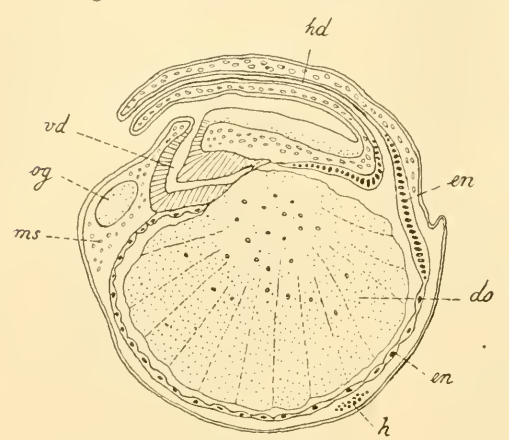


Fig. 235. Medianschnitt durch ein späteres Entwicklungsstadium von Maja verrucosa mit entwickelten Maxillarfussanlagen. (Schematisch nach CANO.)
do Nahrungsdotter, *en* Entoderm, *h* Herzanlage, *hd* Hinterdarm, *ms* Mesoderm, *og* Oberschlundganglion, *vd* Vorderdarm.)

Ueberhaupt ist an der Keimblätterbildung der Decapoden Vieles noch recht unklar. Nach CANO setzt sich die Einwucherung von Zellen von der Stelle des ursprünglich vorhandenen Grübchens bis in verhältnissmässig späte Stadien fort. Andere Autoren, so WELDON und HERRICK, geben an, dass die Einwucherung nach dem Verschwinden des Grübchens von einer in seiner Umgebung auftretenden Wucherungszone fortgesetzt wird. Letztere wird als „Ventral Plate" bezeichnet und unserem Ermessen nach von den Thoracoabdominalanlagen REICHENBACH's nicht genügend auseinander gehalten. Die Art des Verschlusses des Blastoporus, wenn man überhaupt bei diesem seichten Grübchen von einem solchen sprechen will, ist in vielen Fällen noch nicht genügend klargestellt.

Unklar ist auch die erste Entstehung und das spätere Schicksal der Dotterzellen. HERRICK unterscheidet bei Alpheus dreierlei Dotterzellen: 1) primäre Dotterzellen, welche schon vor der Blastodermbildung durch eine Art Delamination, d. h. durch Theilung der Blastomerenkerne mit radiär gestellten Spindeln nach innen abgegeben werden sollen, 2) Dotterzellen, welche durch Einwucherung von dem Gastrulagrübchen herkommen, 3) solche, welche der „Ventral Plate" entstammen. Später sind diese drei Arten von Dotterzellen, welche den Dotter unter Ausbildung einer theilweisen „secundären Dotterfurchung" durchwandern, nicht mehr auseinanderzuhalten. Ein Theil von ihnen scheint nur als Vitellophagen zu functioniren und zu Grunde zu gehen, wie denn überhaupt in den Schilderungen HERRICK's Degenerationsvorgänge eine beträchtliche, noch nicht genügend geklärte Rolle spielen. Der übrigbleibende Theil liefert sodann das Mitteldarmepithel.

Recht unbestimmt lauten auch noch die Angaben über das erste Auftreten des Mesoderms. Bei Astacus entstammt es, wie wir gesehen haben, einer bestimmten Stelle am vorderen Rande des Blastoporus. Ebenso bei Eupagurus nach P. Mayer. Andere Angaben verlegen seinen Ursprung in weniger bestimmter Weise an die Ränder des Blastoporus oder an die Seitenwände der Gastrulaeinstülpung. Vielfach scheint erst später an der einwuchernden Zellmasse eine Sonderung in Mesoderm und Entoderm einzutreten. Von einer Anordnung des Mesoderms in paarige Mesodermstreifen und einer Ausbildung von Cölomsäckchen ist nichts zu erkennen. Ob das Mesoderm zum Theil auch vom Ectoderm der Keimscheibe herkommen kann, wie dies für die Naupliusregion des Embryos angegeben wurde, scheint uns noch zweifelhaft. Es würde diese Partie des Mesoderms dann dem früher erwähnten „larvalen Mesenchym" zu vergleichen sein.

Als „secundäres Mesoderm" wurden von Reichenbach in der Mesodermanlage von Astacus eigenthümliche, schaumig aussehende Elemente mit mehreren stark tingirbaren Kernen bezeichnet, welche durch einen Process endogener Zelltheilung in den Zellen des Gastrulasäckchens und zwar in der ventralen Wand desselben ihren Ursprung nehmen (Fig. 230 *m*). Sie verschwinden später und wandeln sich vielleicht in Blutkörperchen um. Hierher gehören offenbar auch die Bilder degenerirender Zellen, welche Herrick schildert, und ähnliche Angaben haben Ishikawa für Atyephyra und Lebedinsky für Eriphia gemacht. Bumpus erkannte bei Homarus unter der Keimscheibe schon in frühen Stadien plasmatische Nebelflecken (Chromatin nebulae) und Bläschen (Plasma vesicles), welche chromidienartige, stark tingirbare Körnchen enthalten. Alle diese Bilder, welche offenbar zur Auflösung der Nahrungsdottermassen in irgend einer Beziehung stehen, bedürfen noch weiterer Aufklärung.

d) Formen mit Bildung des Mitteldarms unter Umwachsung des Nahrungsdotters (Mysistypus).

Diesem Typus sind zuzurechnen: Nebalia nach Butschinsky (F. 1897, 1900) und Robinson (F. 1906), Mysis nach Nusbaum (S. 1887) und Bergh (1893), Neomysis nach J. Wagner (F. 1896), Parapodopsis nach Butschinsky (S 1890), die Cumaceen nach Butschinsky's Untersuchungen an Iphinoë (F 1893 und 1894), die Isopoden (nach den Untersuchungen zahlreicher Autoren, von denen hier nur Nusbaum und Mc Murrich genannt seien), und schliesslich die Amphipoden [Pereyaslawzewa, Rossijskaja-Koschewnikowa (1896), Bergh (1892), Della Valle (1893), Cl. Langenbeck (1898), Heidecke (1904) u. A.].

Im Allgemeinen lässt sich vielleicht über die Formen dieses Typus Folgendes zusammenfassend aussprechen: Characteristisch ist zunächst die frühzeitige Ausbildung einer Keimscheibe, welche entweder dadurch zu Stande kommt, dass die Furchungszellen an der Ventralseite früher die Oberfläche des Keimes erreichen, als in den übrigen Partien des Eies (unser Typus II b p. 132) oder aber, dass nach erfolgter Blastodermbildung eine Zusammenziehung des Blastoderms in der Gegend der späteren Ventralseite stattfindet, wie dies beispielsweise bei den Isopoden zu beobachten ist. Die Configuration der Keimscheibe ist im Allgemeinen der von Astacus (Fig. 228)

und den Decapoden ziemlich ähnlich. Man bemerkt immer die frühzeitige Entwicklung der paarigen Augenlappen (*K* in Fig. 236), von welchen sich als Blastodermverdickungen zwei schräg nach hinten und medianwärts verlaufende Streifen verfolgen lassen (Fig. 236 *A*). Sie repräsentiren den vordersten Theil des eigentlichen Keimstreifs, d. i. die Anlage der naupliaren Region des Körpers, während die Anlage von Thorax und Abdomen, wie wir sehen werden, später hinzugebildet wird. An der Stelle, an welcher diese beiden Streifen hinten zusammentreten, findet sich die Einwucherungsstelle (*MEn* in Fig. 236 *A*), von welcher die Bildung der Keimblätter ausgeht. Dieselbe entspricht, wie bei den vorhergehenden Typen, dem hintersten Ende des Keimstreifs. Sie liegt etwas hinter der später sich entwickelnden Proctodaeumseinstülpung, also hinter der Afteröffnung. An

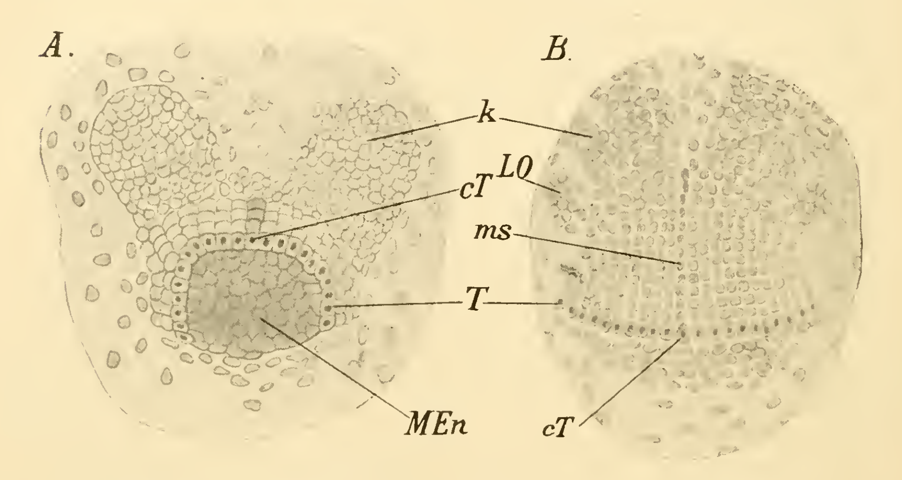


Fig. 236. Zwei Stadien in der Entwicklung des Keimstreifs von Asellus communis. (Nach Mc Murrich.)

In *A* umgeben die ectodermalen Teloblasten *T* in hufeisenförmiger Anordnung die Einwucherungszone des Mesoentoderms *MEn*. In *B* ist diese Einwucherung abgeschlossen. Man erblickt im Oberflächenbilde nur noch Ectodermzellen, da das Mesoentoderm in die Tiefe gerückt ist. Die Reihe der ectodermalen Teloblasten ist nun gerade gestreckt.

cT centraler Teloblast, liefert den sogenannten Mittelstrang *ms*, *K* Kopflappen (Augenanlagen), *LO* Anlagen der für Asellus characteristischen Lateralorgane oder lappenförmigen Anhänge, *MEn* Mesoentoderm, *ms* Mittelstrang, *T* ectodermale Teloblasten.

dieser Stelle findet eine solide Einwucherung statt, durch welche Entoderm und Mesoderm in die Tiefe versenkt werden. Diese beiden Blätter breiten sich sodann unter der Keimscheibe aus. In den Dotter gelangen nur Vitellophagen, d. h. amöboide Elemente (Energiden), welche an dem Aufbau des Embryos keinen Antheil nehmen. Sie besorgen die Assimilation des Nahrungsdotters und gehen später, so wird meist angegeben, zu Grunde. Möglicherweise erhalten sie sich als Blutkörperchen. Daher haben manche Autoren die Neigung, die Vitellophagen dem Mesoderm zuzurechnen (so z. B. Mc Murrich). Wir betrachten sie als eine abortive Partie des Entoderms, indem wir unsere Auffassung auf die Verhältnisse von Astacus stützen. Schon bei dieser Form war angedeutet, dass die dorsalen und seitlichen Partien des entodermalen Zellensäckchens an der Verarbeitung

des Nahrungsdotters hauptsächlich betheiligt sind. Sie würden den Vitellophagen unseres vorliegenden Typus entsprechen. Die Zellen der ventralen Fläche des Entodermsäckchens bei Astacus, welche keinen Nahrungsdotter aufnehmen, entsprechen der eigentlichen Entodermanlage unserer Formen. Es ist also bei diesem Typus eine Sonderung, welche schon bei Astacus und bei den Decapoden angedeutet war, schärfer zur Ausbildung gekommen. Man hat hier zwei getrennte Entodermpartien zu unterscheiden: 1) die Vitellophagen, welche jedenfalls an der Ausbildung des Mitteldarms keinen Antheil nehmen und 2) die Entodermanlage sensu strictiori. Letztere breitet sich unter der Keimscheibe plattenförmig aus (*l* in Fig. 237 und 238). Sie liefert hauptsächlich die Anlage der Leberschläuche.

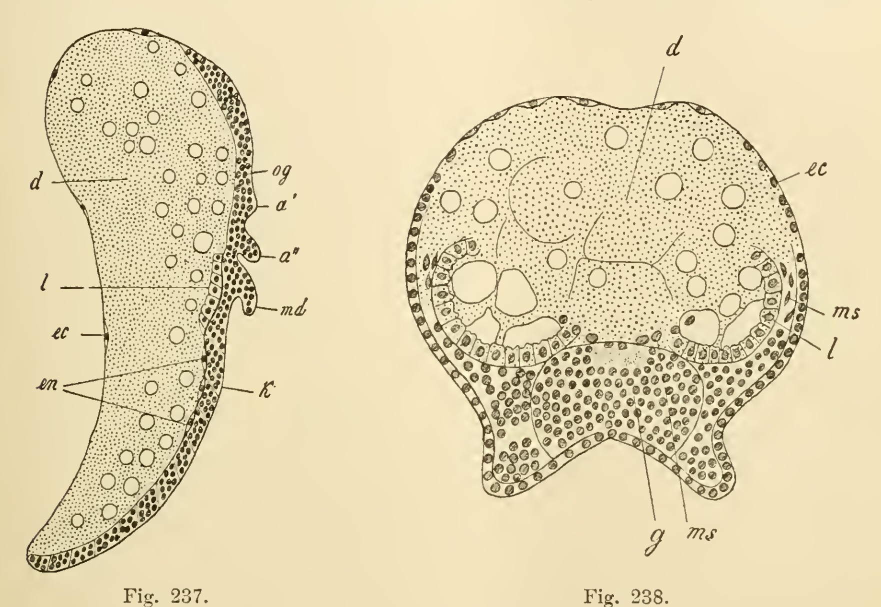


Fig. 237. Etwas seitlicher Längsschnitt durch das Naupliusstadium von Mysis. (Nach NUSBAUM.) Vgl. Specieller Theil, Fig. 245 *C*, p. 353.
a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *d* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *k* Keimstreif, *l* Leberanlage, *md* Mandibel, *og* Anlage des Ganglion opticum.

Fig. 238. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium von Mysis. (Nach NUSBAUM.) *d* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *g* Bauchganglienkette, *l* Leberanlagen, *ms* Mesoderm.

Denn, wie bei den vorhergehenden Typen, so ist auch hier der grösste Theil des ganzen Darmrohres ectodermalen Ursprungs, indem Stomodaeum und Proctodaeum nahe aneinander rücken, und nur durch ein kurzes Mesenteron, welches die Einmündungsstelle der Leberschläuche trägt, mit einander verbunden werden. Dementsprechend werden die Leberanlagen bei diesen Formen meist recht frühzeitig entwickelt und zwar in der Form paariger, rinnenförmiger Einkrümmungen der Entodermplatte, welche nach Mc MURRICH der Region der Maxillen entsprechen. Während sich diese Leberanlagen zu Schläuchen umbilden, wird der gesammte Nahrungsdotter von der Entodermplatte umwachsen. Er geräth so ins Innere des Mitteldarms, wo er schliesslich zerfällt und aufgesaugt wird.

Die meisten Autoren erblicken in den erwähnten Rinnen der Entodermplatte die erste Anlage der Leberschläuche. Dagegen sieht Heidecke (F. 1904) in ihnen bei Gammarus locusta nur eine provisorische Bildung, gewissermassen eine durch Wachsthumsprocesse bedingte Einfaltung der Entodermplatte, welche später verstreicht und durch die in der Folge auftretenden definitiven Leberanlagen ersetzt wird.

Nach den Angaben der meisten Untersucher wird der Dotter schliesslich vollständig in das Mitteldarmsäckchen aufgenommen und dort resorbirt. Doch verbleibt er nach Mc Murrich (F. 1895) bei Cymothoa in der Leibeshöhle, um dort seinem Zerfall entgegenzugehen. Es würden sich die Verhältnisse dieser Form an die bei den Cladoceren beobachteten anschliessen. Nach Allem erscheint uns diese Angabe recht zweifelhaft.

Wir haben angegeben, dass die Keimblätterbildung sich hier durch Einwucherung von einer bestimmten Stelle aus vollzieht, die dann dem Blastoporus von Astacus, Palaemon etc. gleichzusetzen wäre. Wir werden über die Processe dieser Sonderung sofort eingehender berichten. Hier sei nur erwähnt, dass die meisten Untersucher bei den Amphipoden nichts von einer derartig localisirten Einwucherungsstelle beobachten konnten. Hier wird meist angegeben, dass das Entoderm mehr diffus durch Einwanderung einzelner Zellen aus dem Blastoderm des Keimstreifs entstehe (Heidecke), oder durch eine Art Delamination (Della Valle), indem einzelne Blastodermzellen sich mit radiär gestellter Spindel theilen und so ein Theilproduct ins Innere abgegeben wird (Pereyaslawzewa, Rossijskaya). In ähnlicher Weise soll später auch das Mesoderm gebildet werden, indem einzelne Zellen des Ectoderms besonders in den Extremitätenanlagen in das Innere gelangen. Wir halten alle diese Angaben für zweifelhaft und revisionsbedürftig. Die Schwierigkeiten der Untersuchung sind an diesen Objecten wohl besonders grosse. Neuere Angaben stützen die Vermuthung, dass die Amphipoden in ihrer embryonalen Entwicklung sich eng an die Isopoden anschliessen. Clara Langenbeck (F. 1898) hat für Microdeutopus eine grosse Uebereinstimmung der ersten Stadien mit den von Mc Murrich für Isopoden geschilderten nachgewiesen und aus den Untersuchungen Bergh's, welcher die wichtige Entdeckung machte, dass der Keimstreif von Gammarus eine characteristische Drehung erfährt, ersieht man eine auffallende Uebereinstimmung im Aufbau des Keimstreifs der Amphipoden und Isopoden. So möchten also wohl auch die Processe der Keimblätterbildung in beiden Gruppen nach jenem Typus ablaufen, den wir später für die Isopoden genauer schildern werden. In der That giebt Bergh an, dass, wie er glaubt, das Entoderm bei Gammarus durch Einwucherungen von Blastodermzellen an einer bestimmten Stelle, die also dem Blastoporus entsprechen dürfte, entstehe.

Bezüglich der Mesodermbildung sei noch eine Bemerkung beigefügt. Wir müssen hier im Allgemeinen zwei Partien des Mesoderms unterscheiden: 1) das der Naupliusregion und 2) das der thoraco-abdominalen oder richtiger der postnaupliären Region. Das Letztere entsteht, wie man seit Patten's Befund an Cymothoa weiss, durch eine characteristische Zellsprossung von einer an dem hinteren Ende des Keimstreifs befindlichen Teloblastenreihe. Auch das Mesoderm der Naupliusregion soll nach Mc Murrich von der

erwähnten Einwucherungsstelle aus nach vorne rücken, was uns ganz wahrscheinlich klingt. Doch sei hier nur kurz darauf hingewiesen, dass es nach NUSBAUM bei Mysis sich von dem Ectoderm des Keimstreifs abspalten soll.

Die Mittheilungen J. WAGNER's (F. 1898) über die Keimblätterbildung von Neomysis vulgaris var. baltica verdienen besondere Beachtung. Bei dieser Form ist die Trennung der Entodermanlage in zwei functionell und örtlich geschiedene Theile: Vitellophagen und Mitteldarmanlage weniger scharf ausgeprägt und ausserdem erinnert sie durch die vorübergehende Ausbildung secundärer Dotterpyramiden an die Verhältnisse der Formen der vorhergehenden Typen. Auch hier beginnt die Keimblätterbildung mit der Einwucherung einer Zellgruppe am hinteren Ende des primären Keimstreifs. Diese Zellgruppe enthält die Entodermzellen und Urgenitalzellen, welche aber in diesem Stadium von den ersteren nicht zu unterscheiden sind. Auch Urmesodermzellen werden angegeben, von denen wenigstens ein Theil des Mesoderms der Naupliusregion des Keimstreifs entstammt, während ein anderer Theil desselben wahrscheinlich von der eingewucherten Zellmasse geliefert wird. Alle diese Angaben klingen etwas unbestimmt. Uns interessiren hier vor Allem die weiteren Schicksale der Entodermzellen. Dieselben vergrössern sich, indem sie Dotterpartikelchen in sich aufnehmen. Es kommt zur Ausbildung einer sogenannten Dottervacuole in ihrem Inneren. Sie werden auf diese Weise zu sogenannten „Dotterzellen“ umgewandelt und breiten sich in einer Schicht an der inneren Fläche des Keimstreifs aus. Wenn in späteren Stadien die Anlage des caudalen Abschnittes des Embryos sich als sogenannter Schwanzhügel erhebt, so wird das Innere desselben vollständig von Dotterzellen erfüllt. Schliesslich wird der ganze Nahrungsdotter von einer oberflächlichen Schicht von Dotterzellen umwachsen. Die letzteren vergrössern sich durch weitere Aufnahme von Dotterpartikelchen immer mehr und mehr und bilden dann eine Schicht grösserer, cubisch geformter Elemente, welche den secundären Dotterpyramiden der Decapoden zu vergleichen sind. Dieselben bestehen zum grössten Theil aus den aufgenommenen Dotterpartikelchen (*dz* in Fig. 239). Nur an ihrem distalen Ende findet sich eine Plasmaansammlung mit dem Zellkern. Ein Theil dieser Dotterzellen geht in späterer Zeit jedenfalls zu Grunde. Dass von Dotterzellen Blutkörperchen geliefert werden, wie NUSBAUM für Mysis vermuthet hatte, stellt J. WAGNER in Abrede. Ein anderer Theil der Dotterzellen liefert durch interessante Umwandlungsprocesse das definitive Mitteldarmepithel, und zwar findet diese Umwandlung zunächst an zwei Stellen statt: vorne, wo die Stomodaeumeinstülpung an die Dotterzellenschicht anstösst und hinten an der Berührungsstelle mit der Proctodaeumeinstülpung. „Der Beginn der Bildung des Stomodaeum und des Proctodaeum dient gleichsam als Impuls für diesen Process.“ Er vollzieht sich in der Weise, dass die Dotterzellen ihren Dotterantheil nach innen abstossen, während aus ihrem plasmatischen, kernhaltigen Rest eine Mitteldarmepithelzelle wird. Es kommt so zur Entstehung einer vorderen, am Stomodaeumende angeklebten Entodermanlage (*en'* in Fig. 239), sowie einer ähnlichen hinteren, am inneren Ende des Proctodaeums (*en''* in Fig. 239). Diese beiden Entodermanlagen vergrössern sich durch Vermehrung ihrer Zellen, sowie dadurch, dass sich ihnen an ihrem Rande neue

Dotterzellen anschliessen. Sie wachsen schliesslich gegen einander und vereinigen sich zur Bildung einer einheitlichen, den Dotter umhüllenden Mitteldarmanlage. Inzwischen ist der Dotter allmählich seiner Auflösung entgegengeführt worden. Die secundären Dotterpyramiden verlieren ihre Grenzen; die Dottermasse wird zu einem Detritus umgewandelt.

Schon frühzeitig, noch zu einer Zeit, wenn die vordere Entodermanlage noch verhältnissmässig klein ist, vollzieht sich die Ausbildung der ersten Anlage der Leberschläuche in Gestalt zweier hinterer Auswüchse aus der vorderen Entodermplatte, welche sich rinnenartig einfalten.

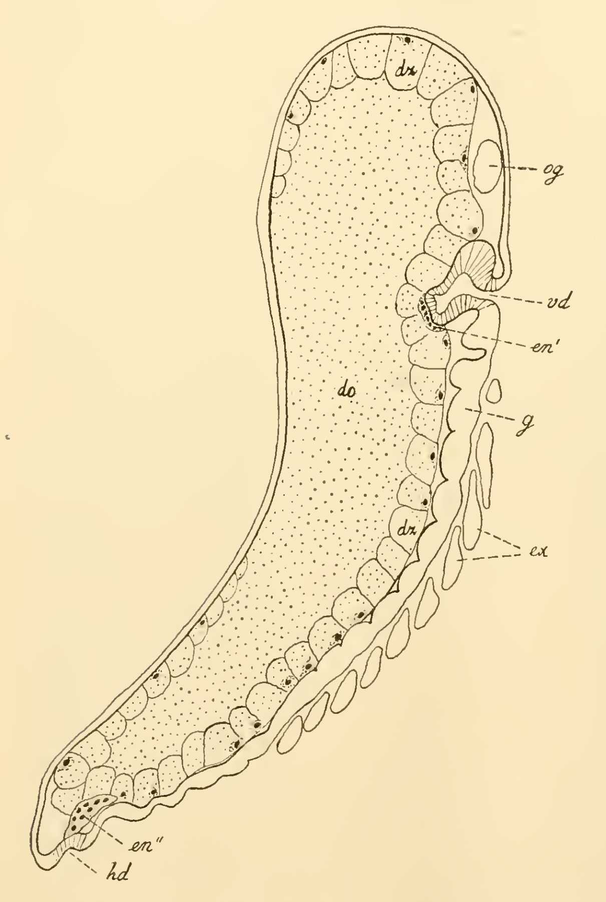


Fig. 239. Embryo von Neomysis im Längsschnitt. Schematisch nach J. Wagner.
do Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *en'* vorderer, *en''* hinterer Mitteldarmkeim, *ex* Extremitätenanlagen im Durchschnitt, *g* Bauchganglienkette, *hd* Hinterdarmeinstülpung, *og* oberes Schlundganglion, *vd* Vorderdarmeinstülpung.

Es sei hier — nebenbei — darauf hingewiesen, dass die Ausbildung des Mitteldarms nach Pedaschenko bei Lernaea auf ähnliche Weise vor sich geht. Auch bei dieser Form entsteht am Stomodaeum eine vordere, am Proctodaeum eine hintere Entodermplatte, welche sich später vereinigen. Nur wird hier das Mitteldarmepithel nicht von secundären Dotterpyramiden, sondern von amöboiden, im Dotter zerstreuten „Dotterzellen" geliefert.

Diese Vorgänge stellen eine interessante Analogie zu den Keimblätterbildungsprocessen der Insecten dar. Wir werden noch später darauf zurückzukommen haben.

Wir haben in den vorhergehenden Auseinandersetzungen das erste Auftreten der Einwucherungszone, von welcher die Keimblätterbildung ausgeht, noch nicht beschrieben. Diese Processe sollen jetzt eingehender geschildert werden und zwar an der Hand der Mittheilungen Mc Murrich's (F. 1895) über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Isopoden, durch welche Mittheilungen unsere

Kenntniss des vorliegenden Gegenstandes wesentlich gefördert wurde. Wir werden hierbei in Kurzem auf die Furchung zurückzukommen haben und bezüglich der späteren Stadien auch auf die Art der Entwicklung des Keimstreifs eingehen müssen. Die Furchung zeigt Anklänge an die determinativen Formen.

Mc Murrich hat verschiedene Isopoden untersucht (Jaera Asellus, Porcellio, Armadillidium, Ligia, Cymothoa etc.).

Wir werfen zunächst einen flüchtigen Blick auf die Furchungsvorgänge von Jaera und bemerken hierzu, dass die Furchung der übrigen Formen ganz ähnlich abläuft. Die Furchung ist eine rein superficielle. Wir finden dementsprechend im Stadium 8 acht Zellkerne mit umgebendem Plasmastern im Inneren des Dotters (Fig. 240 *A*).

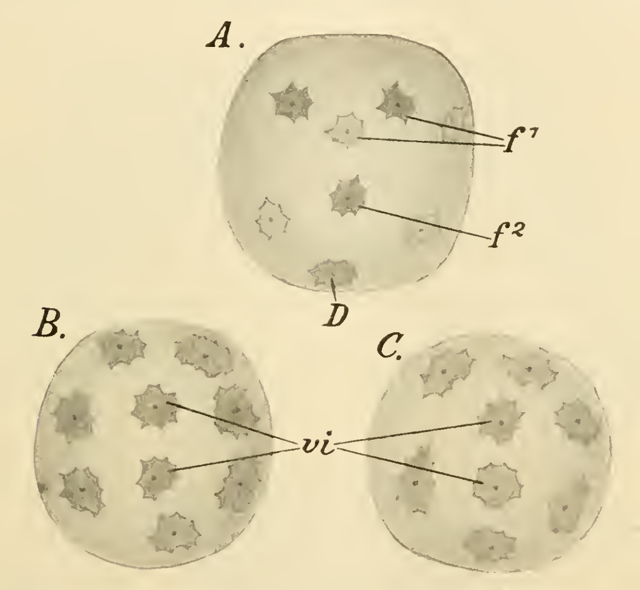
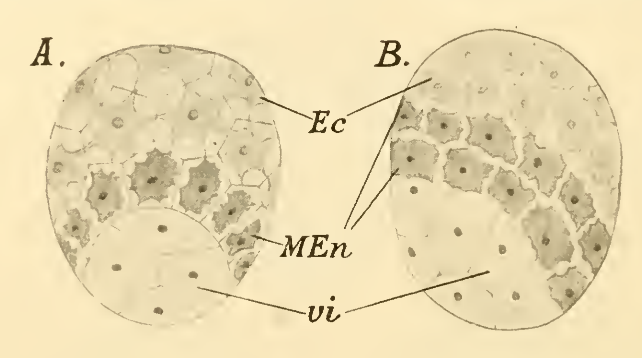


Fig. 240. Furchung von Jaera marina. (Nach Mc Murrich.)
A Stadium 8 Seitenansicht, *f'* oberer Kranz von 4 Furchungszellen, *f''* unterer Kranz von 3 Furchungszellen, *D* Mutterzelle der Vitellophagen am vegetativen Pol.
B Stadium 16 vom vegetativen Pole, die beiden Vitellophagen *vi* sind von 7 Zellen umgeben.
C Dasselbe Stadium etwas später; es finden sich nur 6 Zellen im Umkreise der beiden Vitellophagen *vi*.

Diese 8 Kerne sind an dem elliptischen Ei in Kreisen oder Kränzen angeordnet. Es findet sich in der vorderen Eihälfte ein Kranz von 4 „Furchungszellen“ (*f'*), ferner in der hinteren Eihälfte ein ähnlicher Kranz von 3 Zellen (*f''*) und schliesslich nahe am hinteren Pole eine Zelle *D*. Letztere liegt nicht genau am hinteren Eipole, sondern etwas gegen die spätere Ventralseite verschoben. Nebenbei sei erwähnt, dass die ersten Theilungen der Furchungskerne in der Art, wie die Richtung der Spindeln zu einander verschoben wird, gewisse Uebereinstimmungen mit der spiraligen Furchungsweise der Anneliden erkennen lässt. Diese Anklänge verfolgen wir hier nicht näher. Bezüglich des späteren Schicksals der 8 Furchungszellen des vorliegenden Stadiums sei Folgendes bemerkt: die Zelle *D* liefert

durch spätere Theilungen die Gruppe der Vitellophagen, welche an dem Aufbau des Embryos keinen Antheil nehmen. Der sie umgebende Kranz von 3 Zellen kann der Hauptsache nach als Mesoentodermanlage gelten, während aus dem vorderen Kranze von 4 Zellen das spätere Ectoderm entwickelt wird.

Nun theilen sich sämmtliche 8 Zellen, wodurch das Stadium 16 erreicht wird (Fig. 240 *B* u. *C*). Wir finden nun am hinteren Pole 2 Vitellophagenzellen (*vi* in Fig. 240 *B* u. *C*), welche von einem Kranz von 6—7 Zellen umgeben erscheinen. Nach der Zellanordnung des vorhergehenden Stadiums würden wir nur 6 Zellen in der Umgebung der beiden Vitellophagen erwarten. Da sich hier nun zunächst 7 Zellen vorfinden (Fig. 240 *B*), so muss offenbar eine Zelle von den Descendenten des vorderen Kranzes eingewandert sein.



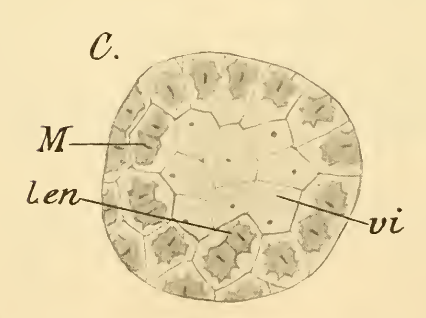


Fig. 241. Spätere Stadien der Furchung von Jaera marina. (Nach Mc Murrich.) *A* Stadium 32 von der Ventralseite, *B* Stadium 64 Seitenansicht, *C* das nächstfolgende Stadium in der Ansicht vom vegetativen Pole, *Ec* Ectoderm, *l.en* sogenanntes Leberentoderm, *M* Mesoderm, *MEn* Mesoentoderm, *vi* Vitellophagen.

Später finden wir thatsächlich nur 6 Zellen (Fig. 240 *C*) um die beiden Vitellophagen gruppirt. Doch ist Mc Murrich der Ansicht, dass nicht die secundär eingewanderte Zelle wieder zurückgewandert ist, sondern eine Zelle, welche den Abkömmlingen des ursprünglich dreizelligen Kranzes angehört. Es hat also zwischen den beiden Zellenkränzen ein Austausch stattgefunden. Diese Verhältnisse entziehen sich derzeit noch unserem Verständnisse.

Die Anordnung der Zellen am hinteren Eipole fordert den Vergleich mit den Eingangs (p. 326 u. ff.) beschriebenen Fällen determinativer

Furchung heraus. Hier wie dort finden wir 2 centrale Zellen (hier Vitellophagen), umgeben von einem Kranz von 6 Zellen, welche hier Mesoderm und Entoderm zu liefern haben.

Im Stadium 32 (Fig. 241 *A*), welches durch nochmalige Theilung aller Zellen erreicht wird, treten zum ersten Male Zellgrenzen zwischen den nun an die Oberfläche getretenen Elementen auf. Die Zellen unterscheiden sich an den gefärbten Präparaten nun schon deutlich nach Gruppen. Die 16 Ectodermzellen (*Ec*) der vorderen Eihälfte sind blasser. Sie stossen an einen Kranz von 12 dunkler gefärbten Zellen (*MEn*), welche die Anlage des Mesoentoderms repräsentiren und die 4 hellen, kleinkernigen Vitellophagenzellen (*vi* in Fig. 241) umschliessen.

Im nächsten Stadium haben sich wieder sämmtliche Zellen getheilt (Fig. 241 *B*). Wir finden nun 8 Vitellophagen (*vi*), 2 Kränze von je 12 Zellen der Mesoentodermanlage (*MEn*) und 32 Ectodermzellen, im Ganzen 64 Zellen.

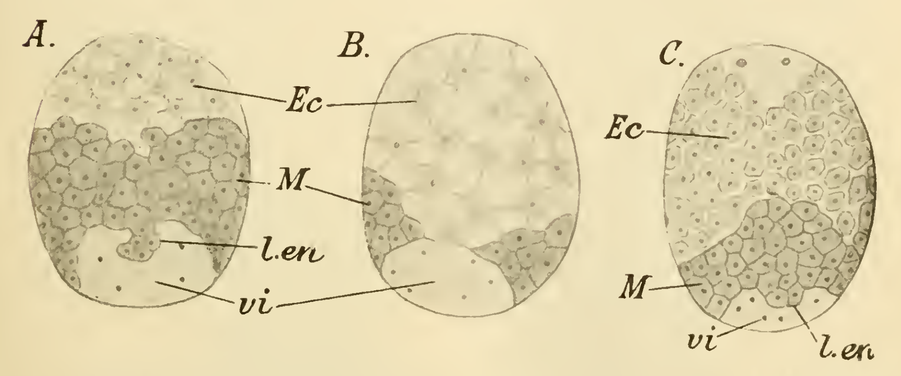


Fig. 242. Spätere Entwicklungsstadien von Jaera marina. (Nach Mc Murrich.) *A* Mit beginnender Concentration gegen die ventrale Fläche, Ansicht von der Ventralseite, *B* dasselbe Stadium von der dorsalen Seite, *C* späteres Stadium mit vollendeter Concentration, von der Ventralseite gesehen. *Ec* Ectoderm, *l.en* sogenanntes Leberentoderm, *M* Mesoderm, *vi* Vitellophagen.

Von nun an theilen sich die Vitellophagen für längere Zeit nicht mehr. Daher besteht das nächste Stadium aus nur 120 Zellen, indem alle übrigen Zellen der Theilung unterliegen. Unter diesen Theilungen interessiert besonders die in Fig. 241 *C* abgebildete des inneren Kranzes der Zellen des meso-entodermalen Gürtels. Man sieht, dass eine Zelle dieses Kranzes (*l.en*) schräg getheilt wird, derart, dass die eine Tochterzelle mehr nach innen abrückt. Mc Murrich erblickt in dieser Zelle die Mutterzelle der späteren eigentlichen Entodermanlage, des „Leberentoderms“, wie er es bezeichnet, weil aus dem Entoderm hauptsächlich die Leberanlage hervorgeht.

Von den nun weiter folgenden Processen sei nur Folgendes erwähnt. Die Zellen, welche nun durch den inzwischen eingetretenen Process superficieller Abfurchung zu Blastodermzellen geworden sind, fahren fort, sich durch Theilung zu vermehren. Gleichzeitig entwickelt sich die Keimscheibe durch einen Process der Concentration, der dadurch zu Stande kommt, dass die Ectodermzellen der Dorsalseite sich ausbreiten, während die Entodermzellen an der Ventralseite

näher zusammenrücken (Fig. 242 u. 243). Auch die Zellen des mesoentodermalen Gürtels rücken an die Ventralseite. Daher wird dieser Gürtel an der Dorsalseite verschmälert und schliesslich durchbrochen (*M* in Fig. 242 *B*). Indem die Mesoentodermanlage immer mehr und mehr nach der Ventralseite rückt, wird sie zum Schluss zu einer rundlich umgrenzten Zellplatte, welche nun schon mehrschichtig wird, indem einzelne Zellen dieser Anlage unter die übrigen in die Tiefe zu rücken beginnen. Es beginnt hiermit der Einwucherungsprocess. Auch die Vitellophagen treten sodann ins Innere des Nahrungsdotters. Vor der Region der einwuchernden Mesoentodermzone breitet sich der ectodermale Antheil der Keimscheibe aus (Fig. 243). Derselbe zeigt vorne schon frühzeitig eine Theilung in 2 bogenförmig umrandete Lappen (*k*), in denen wir die ersten Anlagen der späteren Augenlappen zu erblicken haben. Nach hinten grenzt die ectodermale Platte halbkreisförmig an die Mesoentodermplatte. Jene Ectodermzellen, welche diesen mit seiner Concavität nach hinten gerichteten Halbkreis zusammensetzen, sind bei Jaera Anfangs nicht besonders ausgezeichnet. Doch kommt ihnen insofern eine Bedeutung zu, als sie eine Reihe von Teloblasten repräsentiren (*T* in Fig. 243 *A*), welche durch Zellsprossung das regelmässig angeordnete Ectoderm der postnaupliaren Region des Keimstreifs produciren.

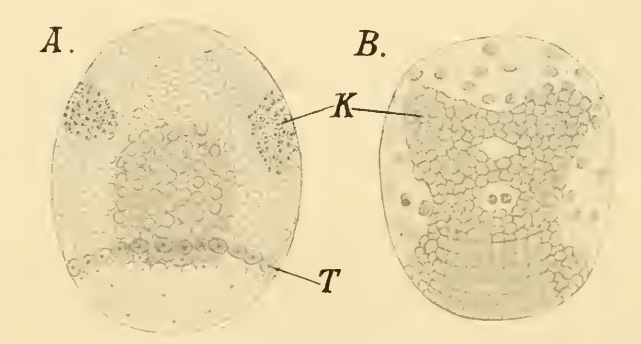


Fig. 243. Zwei Stadien in der Entwicklung des Keimstreifs von Jaera marina. (Nach Mc Murrich.)
In *A* erblickt man als centrale graue Partie die durchscheinende, nun schon in die Tiefe gerückte Mesoentodermmasse. Fig. *B* zeigt nur das Vorderende des Keimstreifs. *K* Augenlappen, *T* ectodermale Teloblasten.

In einem späteren Stadium ist die ganze mesoentodermale Anlage und die Gruppe der Vitellophagen von Ectoderm überwachsen. Dieser Process scheint sich derart zu vollziehen, dass die Zellen des Mesoentoderms activ ins Innere wandern und gleichzeitig von dem nach hinten vorrückenden Hinterrand der Ectodermplatte überschoben werden. Hierbei verliert die Teloblastenreihe des Ectoderms ihren halbkreisförmigen Umriss und wird nun zu einer den Keimstreif nach hinten abschliessenden Querreihe (*T* in Fig. 243). Eine Gruppe von Ectodermzellen hinter dieser Keim- oder Knospungszone muss als Anlage des Telsons und des Proctodaeums gedeutet werden. Am Ectoderm des Keimstreifs unterscheiden wir nun folgende Gruppen: Vorne die beiden Augenlappen (*k*), welche durch eine ectodermale Querbrücke mit einander verbunden sind und sich nach hinten in

zwei schräg gegen die Medianlinie convergirende Zellstreifen fortsetzen (Fig. 243 *B*), in deren Bereich die Zellen eine unregelmässige Anordnung zeigen. Es ist dies die Anlage der naupliaren Region des Keimstreifs, in welcher nun bald die Antennenpaare und die Mandibeln hervorsprossen. Dieser Keimstreifregion ist weiter hinten eine gestreckte Partie angeschlossen, in welcher die Ectodermzellen (ebenso wie die darunter liegenden Mesodermzellen) ungemein regelmässig angeordnet erscheinen. Dieser Abschnitt des Keimstreifs, der durch Hinzubildung neuer Zellen von der oben erwähnten Teloblastenzone aus immerfort sich verlängert, stellt die Anlage aller hinter dem Mandibularsegment folgenden Körpersegmente, also die postnaupliare Region des Keimstreifs dar. Er liefert die Segmente der beiden Maxillenpaare, sowie die der Thoracoabdominalregion.

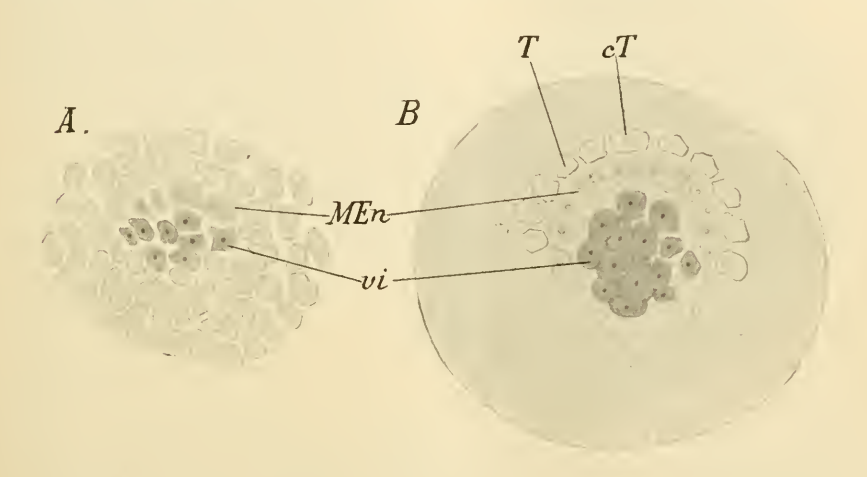


Fig. 244. Zwei Keimscheiben von Asellus communis. (Schematisch nach Mc Murrich.)
A jüngstes Stadium, *B* etwas älteres Stadium. *MEn* Mesoentoderm, *T* ectodermale Teloblasten, *cT* centraler Teloblast, *vi* Vitellophagen.

Es wird vielleicht dienlich sein, wenn wir auch über die erste Entwicklung des Keimstreifs von Asellus communis nach den Angaben Mc Murrich's kurz berichten. Die Furchung dieser Form ist der von Jaera ungemein ähnlich. Doch ist das Schicksal der Blastomeren ein verschiedenes. Von den beiden *D*-Zellen des Stadiums 16, den beiden „centralen" Zellen von Jaera vergleichbar, soll hier die eine noch Ectoderm liefern, während die andere die ganze Mesoentodermanlage und die Gruppe der Vitellophagen producirt. Diese Angaben können vielleicht noch als etwas zweifelhaft betrachtet werden, da für diese Form die Zellfolgen nicht mit aller wünschenswerten Vollständigkeit verfolgt werden konnten. Es sei noch erwähnt, dass bei dieser Form die Gruppe der Vitellophagen sich in keiner Weise von den mesoentodermalen Zellen unterscheidet. Die ganze zur Einwucherung bestimmte Gruppe besteht hier aus Zellen gleicher Grösse und Beschaffenheit.

Nach erfolgter Blastodermbildung und vollzogener Concentration der Keimscheibe erkennt Mc Murrich an den jüngsten Stadien folgende Zellgruppirung (Fig. 244 *A*). In der Mitte der Keimscheibe

fand sich eine Gruppe von ca. 8 sich etwas dunkler färbenden Vitellophagen (*vi*). Vor ihnen findet sich eine quere Reihe von 6 etwas kleineren Zellen (*MEn*), welche wahrscheinlich die mesoentodermale Gruppe repräsentiren.

In einem etwas älteren Stadium (Fig. 244 *B*) erkennt man die Vitellophagengruppe (*vi*), welche von der halbmondförmigen Reihe der mesoentodermalen Zellen (*MEn*) vorne umfasst wird. Letztere besteht nun aus ungefähr 14 (?) Zellen. Unter den angrenzenden Ectodermzellen sind 11 in einem Bogen die mesoentodermale Anlage umgreifende Zellen (*T* in Fig. 244 *B*) offenbar als die ersten auftretenden ectodermalen Teloblasten der Keimzone für das Ectoderm der metanaupliaren Region zu betrachten. Wir unterscheiden an dieser Gruppe eine centrale Zelle (*cT*) und zwei seitliche Gruppen von je 5 Zellen.

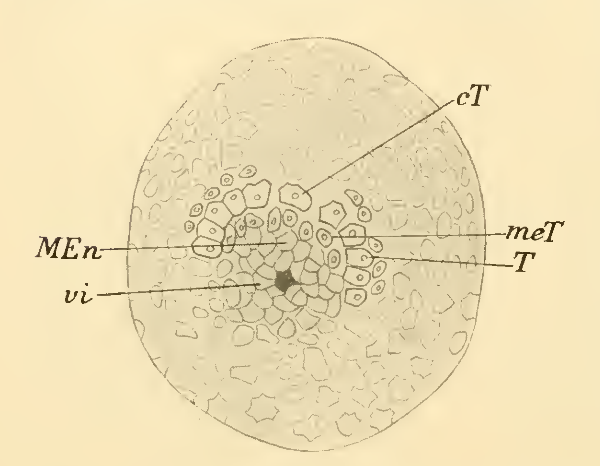


Fig. 245. Keimscheibe von Asellus communis, späteres Stadium. (Schematisch nach Mc Murrich.) *cT* centraler, ectodermaler Teloblast, *MEn* Mesoentoderm, *meT* mesodermale Teloblasten, *T* ectodermale Teloblasten, *vi* Vitellophagen. In der Mitte der Keimscheibe eine grübchenförmige Einsenkung.

In einem nun folgenden Stadium (Fig. 245) beginnt die Einwucherung der mesoentodermalen Zellen und der Vitellophagen. Es besteht diese ganze Gruppe nun aus dichtgedrängten, bereits mehrschichtig angeordneten Zellen, welche im Centrum ein seichtes Grübchen als centrale Einwucherungsstelle erkennen lassen. Wir bemerken am vorderen Rande dieser Gruppe ungefähr 8 bogenförmig angeordnete Zellen (*meT*), welche vermuthlich die mesodermalen Teloblasten, die Mutterzellen des Mesoderms der metanaupliaren Region des Keimstreifs, darstellen. Der vordere Rand des Blastoporus ist von den 11 ectodermalen Teloblasten (*T*) eingenommen. Man bemerkt, dass rechts und links die 5 lateralen Ectoteloblasten je eine kleine Zelle nach vorne resp. nach den Seiten abgegeben haben. Es beginnt sonach schon in diesem Stadium die Zellknospung der ectodermalen Zone.

Ein etwas späteres Stadium (Fig. 246) lässt den Bogen der ectodermalen Teloblasten ungemein deutlich erkennen. Er besteht nun aus der centralen Zelle (*cT*), welche dazu bestimmt ist, den sogenannten Mittelstrang zu liefern. Die lateralen Gruppen (*T*) bestehen rechts aus 10, links aus 11 Zellen. Mc Murrich glaubt, dass die Vermehrung dieser Teloblasten nicht durch transversale Theilung der früher vorhandenen 5 Zellen der beiderseitigen lateralen Gruppen, sondern durch Angliederung von weiteren Ectodermzellen vor sich gegangen sei. Diese Teloblasten beginnen nun schon Zell-

reihen nach vorne und nach den Seiten zu produciren und liefern so das Ectoderm der metanaupliaren Region des Keimstreifs. Letzterer setzt sich nach vorne in zwei kurze, divergirende Streifen fort, in deren Bereiche die Zellen unregelmässig angeordnet sind. Es sind dies die Ectodermpartien der naupliaren Region, welche vorne mit den Augenlappen (*K*) abschliessen. Von einer Querbrücke, wie bei Jaera, ist hier nichts zu bemerken.

Der Halbkreis der ectodermalen Teloblasten umschliesst in diesem Stadium die mesoentodermale Zellplatte, welche durch Einwucherung immer mehr in die Tiefe versenkt wird.

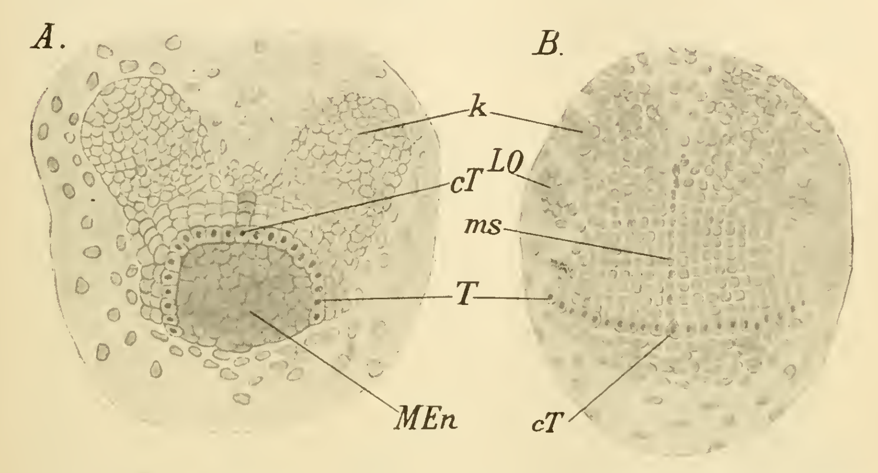


Fig. 246. Zwei Stadien in der Entwicklung des Keimstreifs von Asellus communis. (Nach Mc Murrich.) In *A* umgeben die ectodermalen Teloblasten *T* in hufeisenförmiger Anordnung die Einwucherungszone des Mesoentoderms *MEn*. In *B* ist diese Einwucherung abgeschlossen. Man erblickt im Oberflächenbilde nur noch Ectodermzellen, da das Mesoentoderm in die Tiefe gerückt ist. Die Reihe der ectodermalen Teloblasten ist nun gerade gestreckt.

cT centraler Teloblast, liefert den sogenannten Mittelstrang *ms*, *K* Augenanlagen, *LO* Anlagen der für Asellus characteristischen Lateralorgane oder lappenförmigen Anhänge, *MEn* Mesoentoderm, *ms* Mittelstrang, *T* ectodermale Teloblasten.

Letzterer Process erscheint in dem folgenden Stadium (Fig. 246 *B*) vollendet. Von Mesoentoderm ist bei Betrachtung der äusseren Oberfläche des Keimes nichts mehr zu bemerken. In Folge dessen hat die ectodermale Teloblastenreihe (*T*) nun nicht mehr die Form eines Bogens, sondern sie erscheint als Querreihe, bestehend aus der centralen Zelle und 10 lateralen Zellen jederseits angeordnet. Der Keimstreif hat noch dieselbe Gestalt, wie im vorhergehenden Stadium; doch erscheinen seine Regionen durch Zellvermehrung gestreckter. Hinter den ectodermalen Teloblasten finden sich Ectodermzellen in dichterer Gruppirung: die Anlage des Ectoderms des Telsons und des Proctodaeums.

Nun noch ein paar Worte über das weitere Anwachsen des Keimstreifs, der ja eigentlich aus zwei Schichten: dem Ectoderm und den darunterliegenden Mesodermzellen besteht. Es scheint, dass schon frühzeitig, während der Einwucherung der Mesodermzellen, also etwa im Stadium der Fig. 246 *A*, eine Gruppe von Mesodermzellen unter dem Ectoderm nach vorne geschoben wird, um dort in Anfangs un-

regelmässigerer Gruppirung[1]) das Mesoderm der naupliaren Region des Embryos zu liefern. Wenigstens nimmt Mc Murrich für das Mesoderm der Naupliusregion diesen Ursprung an. Es wurde allerdings auch angegeben, dass das Mesoderm dieser Region durch eine Art Delamination von dem Ectoderm dieser Partien herkommt oder durch diffuse Zelleinwanderung aus dem äusseren Keimblatt dieser Gegend. Die Beobachtungen von Nusbaum an Mysis wären hier zu nennen; ebenso die oben (p. 346) erwähnten verschiedentlichen Angaben über Mesodermbildung am Keimstreif der Amphipoden. Mc Murrich konnte sich von derartigen Vorkommnissen nicht überzeugen. Viel regelmässiger ist der Ursprung und die Anordnung des Mesoderms in der metanaupliaren Region des Keimstreifs. Es ist das Verdienst Patten's, auf die teloblastische Wachsthumsform des Keimstreifs von Cymothoa zuerst aufmerksam gemacht zu haben (Fig. 247). Später haben Bergh für Mysis, Nusbaum für Ligia und Oniscus und neuerdings Mc Murrich für verschiedene Isopoden-Formen diese Verhältnisse untersucht. Es finden sich am hinteren Ende des Keimstreifs dieser Formen unter der Querreihe ectodermaler Teloblasten 8 Urmesodermzellen oder mesodermale Teloblasten in ungemein regelmässiger Anordnung (Fig. 247 und 248). Zwei von diesen Zellen sind der Medianlinie genähert.

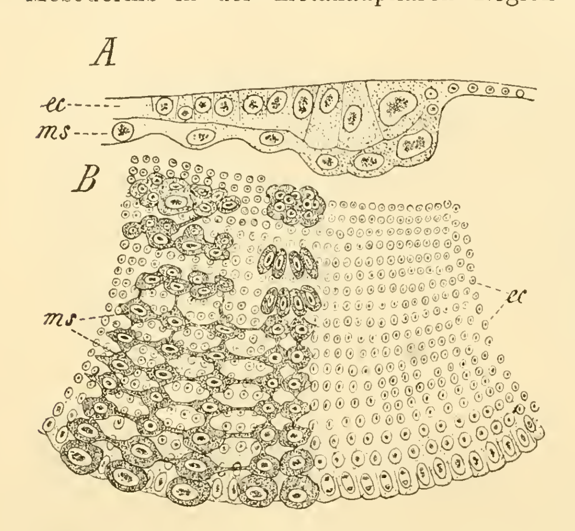


Fig. 247. Ein Stück der segmentbildenden Zone des Keimstreifs von Cymothoa. (Nach Patten.)
A medianer Längsschnitt, *B* Innenansicht des hinteren Endes des Keimstreifs. Rechts sind die Zellen der Mesodermschicht in der Zeichnung weggelassen. *ec* Ectoderm, *ms* Mesoderm.

Seitlich folgen in etwas weiterem Abstande je 3 Zellen, die unter einander geringere Abstände haben, als die Entfernung dieser Zellgruppe von den beiden medianen Zellen beträgt. Diese 8 Zellen produciren durch fortgesetzte Theilung Querreihen von je 8 Zellen, welche allmählich weiter nach vorne rücken. Jede Querreihe repräsentirt die Mesodermanlage eines Körpersegmentes. Durch weitere Zelltheilungen gehen dann aus jeder Querreihe drei Zellgruppen hervor: eine mediane und zwei laterale. Die mediane Zellgruppe liefert Mesodermmaterial unter der Anlage der Bauchganglienkette, die beiden lateralen Gruppen produciren die Musculatur und das Bindegewebe der entsprechenden Extremitätenanlage.

---

1) Später ordnen sich diese Zellen zu zwei längsverlaufenden Mesodermstreifen, welche — wie es scheint — den einzelnen Segmenten der Naupliusregion entsprechend, in Gruppen zerfallen.

Eine ganz ähnliche teloblastische Vermehrungsweise zeigt auch das Ectoderm der metanaupliaren Region des Keimstreifs, wie wir schon oben erwähnt haben. Hier ist aber die Zahl der Teloblasten und ebenso die Zahl der Querreihen eine grössere. Wir erkennen, wie erwähnt, eine centrale Zelle, welche den Mittelstrang liefert und seitlich etwa je 14 Teloblasten. Mc Murrich konnte sich davon überzeugen, dass auf jede mesodermale Querreihe zwei ectodermale Querreihen entfallen. Mit anderen Worten: die Anlage jedes Körpersegmentes besteht im Momente ihrer Entstehung aus einer mesodermalen und zwei ectodermalen Querreihen. Es muss sich sonach jeder ectodermale Teloblast in derselben Zeit zweimal theilen, während die mesodermalen Teloblasten eine Querreihe liefern. Da die metanaupliare Region des Keimstreifs aus 2 Maxillarsegmenten, 8 Segmenten der primären Thoraxregion und 6 Abdominalsegmenten besteht, so müssen die mesodermalen Teloblasten sich 16mal und die ectodermalen Teloblasten 32mal theilen, um alle diese Segmentanlagen zu liefern. Nach diesen Theilungen geben sie die teloblastische Vermehrungsweise auf und das weitere Anwachsen des Keimstreifs beruht sodann auf gewöhnlicher Zellvermehrung.

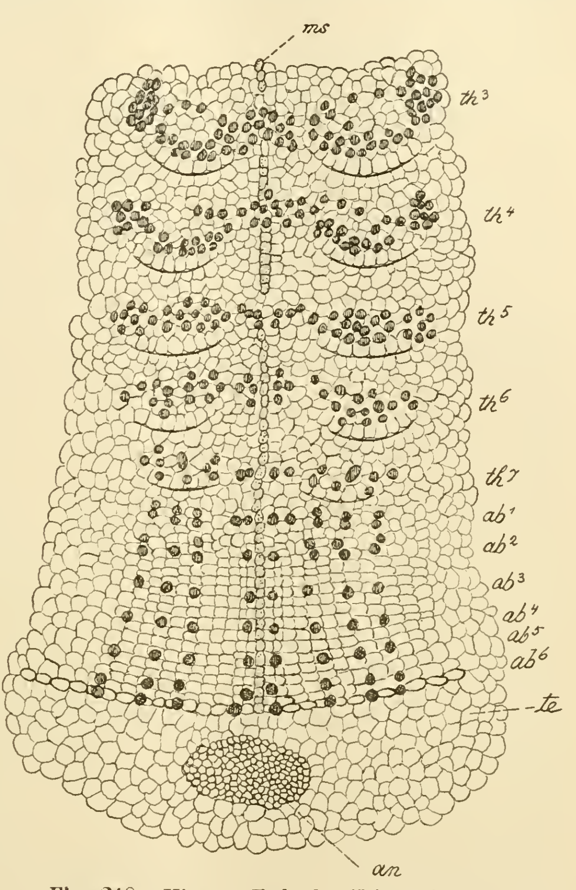


Fig. 248. Hinteres Ende des Keimstreifs von Ligia. (Nach Mc Murrich.) Mesodermzellen dunkel. th^3—th^7 Anlage des 3.—7. Thoraxsegmentes, ab^1—ab^6 Anlage des 1.—6. Abdominalsegmentes, *te* Telson, *ms* Mittelstrang, *an* Analfeld.

B. Arachnida.

Die Vorgänge der ersten Entwicklung und der Keimblätterbildung bei den Arachniden sind kaum minder mannigfaltig als in der Gruppe der Crustaceen. Wir haben nicht die Absicht, auf die Einzelheiten hier näher einzugehen, sondern wählen nur als Paradigma die Vorgänge, wie sie sich in der engeren Gruppe der

Araneiden darstellen, wobei wir uns hauptsächlich an die neueren Mittheilungen von Kishinouye 1890, 1894, von Schimkewitsch 1906, von Th. H. Montgomery 1909 und von G. Kautzsch 1909 und 1910 halten wollen. Auf das in anderen Gruppen der Arachniden sowie bei Limulus Beobachtete wollen wir nur in der Form gelegentlicher Bemerkungen eingehen.

Bezüglich der Furchung des Spinneneies scheinen die Angaben von Morin (S. 1886, 1888), auf welche wir uns oben (p. 124) bezogen haben, noch immer die verlässlichsten zu sein. Wir haben bei diesen Vorgängen zwei Processe auseinander zu halten: 1) die eigentliche Furchung oder Plasmatheilung und 2) die Ausbildung der sogenannten Dotterrosetten, welche nicht mit wirklicher Furchung verwechselt werden darf. Was die Plasmatheilung anbelangt, so ist sie nur in einem gewissen mittleren Abschnitte der Entwicklung zu beobachten. Zuerst theilt sich nur der Furchungskern in 2, 4 und 8 mehr central gelegene Kerne, ohne dass gleichzeitig eine Plasmatheilung zu beobachten wäre (Fig. 75 *A*, p. 124). Erst im Stadium mit 8 Kernen setzt eine totale Durchfurchung des Dotters unter gleichzeitiger Ausbildung der Furchungshöhle ein (Fig. 75 *B*). Während sich nun die Blastomeren weiter theilen, rücken ihre Kerne mehr und mehr nach der Oberfläche (Fig. 75 *C*). Sie entwickeln daselbst ein gleichmässiges Blastoderm, während die dotterreichen centralen Partien der Blastomeren (die sogenannten Dotterpyramiden) abgestossen werden, unter einander confluiren und schliesslich auch die Furchungshöhle vollständig erfüllen (Fig. 75 *D* u. *E*). Die Furchung ist also Anfangs vom Stadium 8 an eine totale und wird später zu einer superficiellen.

Die Dotterrosetten haben mit der Furchung direct nichts zu thun. Es handelt sich um eine strahlig radiäre Anordnung der Dotterelemente um die einzelnen Furchungskerne als Centrum. Es können sonach derartige rosettenförmige Dottergruppirungen schon anfangs im Stadium mit 2, 4 und 8 Kernen zu bemerken sein, wenn das Ei noch nicht durchgefurcht ist, oder aber später je in den einzelnen, durch totale Furchung von einander getrennten Blastomeren.

Wenn die Angaben über die Furchungsvorgänge bei den Spinnen zum Theil noch recht mannigfaltige sind, so mag dies daher rühren, dass manche Vorgänge, wie die Ausbildung der Dotterrosetten, in der That bei den einzelnen Gattungen und Arten in verschiedenem Grade von Deutlichkeit entwickelt sein können. Es mag sich aber auch theilweise um undeutliche Bilder in Folge von Reagenzienwirkung handeln. Es scheinen hier die Zellgrenzen leicht durch Quellung verwischt zu werden etc.

Bei Telyphonus ist die Furchung eine totale und inäquale — was sonst bei Arthropoden selten vorkommt.

In der Regel vollzieht sich die Bildung des Blastoderms an der ganzen Oberfläche des Eies gleichzeitig; auch scheinen meist alle Furchungskerne zu diesem Zwecke an die Oberfläche zu rücken.

Von dieser letzteren Angabe macht Agelena labyrinthica nach Kautzsch insofern eine Ausnahme, als hier schon während der Blastodermbildung einzelne Furchungszellen, gewissermassen auf halbem Wege umkehrend, wieder in den Dotter einwandern, um dort zu Vitellophagen zu werden. Sie finden sich Anfangs mehr in den oberflächlichen Dotter-

schichten. Eine derartige Ausbildung von Dotterzellen oder Vitellophagen findet bei den übrigen Arachniden nach erfolgter Blastodermbildung statt, indem einzelne Blastodermzellen in den Dotter einwandern, um zu Dotterzellen zu werden.

Ebenso wie bei Agelena labyrinthica bleiben auch bei den Phalangiden (Phalangium cornutum nach SCHIMKEWITSCH) schon während der Blastodermbildung einzelne Zellen als Vitellophagen im Dotter zurück, ohne überhaupt vorher an die Oberfläche getreten zu sein.

Die nächste zu beobachtende Veränderung besteht in einer ungleichmässigen Ausbildung des Blastoderms, welches sich entsprechend der späteren Ventralseite, wo sich die Anlage des Keimstreifs entwickeln wird, verdickt, während es an den übrigen Stellen dünner wird (Fig. 75 *E*, p. 124). Die verdickte Partie kann als Ventralplatte (ventral plate) bezeichnet werden, und ihr entspricht nicht selten eine vorübergehende Abflachung der Keimesoberfläche. Die Entstehung dieser nur unscharf abgegrenzten Verdickung ist auf zwei Processe zurückzuführen: 1) auf eine vermehrte Theilung der Blastodermzellen in diesem Bereiche und 2) auf eine nach dieser Richtung sich vollziehende Contraction oder Zusammenziehung des Blastoderms, welche zur Folge hat, dass das Blastoderm der dorsalen Seite später ausserordentlich verdünnt erscheint. Solche Contractionsvorgänge haben wir oben z. B. für die Isopoden erwähnt. Sie scheinen überhaupt bei der Keimstreifbildung der Arthropoden nicht selten vorzukommen.

Es treten nun im Bereiche der erwähnten verdickten ventralen Blastodermzone zwei Einwucherungsstellen (Fig. 249 c_1 u. c_2) auf, welche sich am Oberflächenbilde als rundliche weisse Stellen oder Flecke kennzeichnen und welche wir als 1. und 2. Cumulus (nach KAUTZSCH) oder nach MONTGOMERY als Cumulus anterior und posterior bezeichnen wollen. Diese Flecken kennzeichnen uns die Stellen, in deren Bereiche das Blastoderm durch Zelleinwucherung mehrschichtig wird.

Der erste Cumulus (cumulus anterior nach MONTGOMERY, primary thickening nach KISHINOUYE, c_1 Fig. 249) ragt nicht hügelartig über die Oberfläche des Keimes hervor. Er ist undeutlich begrenzt und breitet sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung immer mehr über die Oberfläche des Eies aus. Er kennzeichnet nach der Ansicht mancher Autoren das spätere Vorderende des Keimstreifs. Der zweite Cumulus (cumulus posterior nach MONTGOMERY, secondary thickening nach KISHIONUYE) ist ein scharf begrenzter, rundlicher, über die Oberfläche des Keimes hervorragender Hügel (c_2 Fig. 249), welcher dem späteren Hinterende des Keimstreifs entsprechen soll. Es ist dies jene Bildung, welche von den meisten Autoren (CLAPARÈDE, BALFOUR, MORIN, SCHIMKEWITSCH u. A.) als Cumulus primitivus des Spinnenembryos beschrieben worden ist.

Die beiden Cumuli sind als auseinandergerückte Theile einer ursprünglich einheitlichen Wucherungszone zu betrachten. Nach KISHINOUYE und KAUTZSCH erkennt man zunächst ungefähr in der Mitte der verdickten Ventralplatte einen rundlichen Fleck (den ersten Cumulus Fig. 249 *A*), von welchem bald nach hinten wie ein kleiner Auswuchs die Anlage des zweiten Cumulus (c_2 Fig. 249 *B*) hervorknospt. Die beiden Cumuli rücken nun immer mehr auseinander, bleiben aber zunächst noch durch einen medianen Strang mit einander

verbunden (Fig. 249 *C*). Während der erste Cumulus sich immer mehr und mehr ausbreitet und undeutlicher wird, bleibt der zweite Cumulus schärfer begrenzt, auch nachdem sich seine Verbindung mit dem ersten Cumulus unterbrochen hat (Fig. 249 *D*). Die beiden Cumuli werden schliesslich undeutlich und verschwinden, bevor eine Spur des ersten Auftretens des segmentirten Keimstreifs zu bemerken ist.

An Schnitten erkennt man, wie dies schon nach den Abbildungen von Morin (Fig. 250) zu schliessen war, dass die beiden Cumuli sammt dem sie verbindenden Streifen eine Wucherungszone darstellen, von welcher aus ein sogenanntes unteres Blatt, die gemeinsame Anlage von Mesoderm und Entoderm, angelegt wird. Dieses untere Blatt

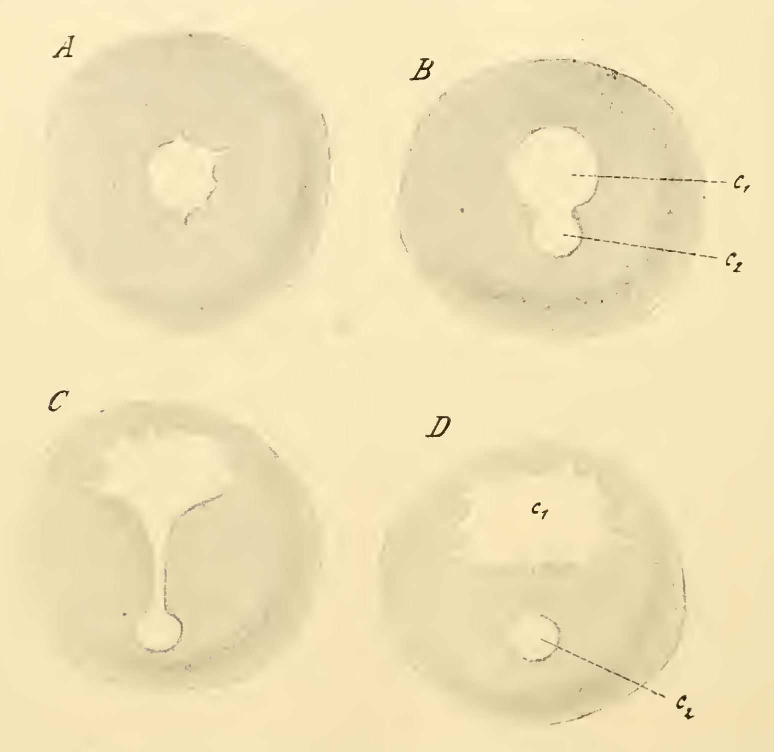


Fig. 249. Oberflächenansichten von Agelena labyrinthica in 4 aufeinander folgenden Stadien. (Nach Kautzsch.)
c_1 erster Cumulus, c_2 zweiter Cumulus.

breitet sich unter dem Ectoderm aus und liefert auf diese Weise die mesodermalen Bildungen des Keimstreifs. Es liefert aber auch gleichzeitig die Mitteldarmanlage. Nach den Angaben von Schimkewitsch und Montgomery sollte man meinen, dass die Vitellophagen mit der Entstehung der Mitteldarmanlage nichts zu thun haben, sondern zu Grunde gehen, ohne sich am Aufbau des Embryos weiter zu betheiligen. Dies Verhalten würde mit dem sonst bei den Arthropoden vielfach zu beobachtenden in guter Uebereinstimmung stehen. Allerdings glaubte noch Kishinouye, dass das Mitteldarmepithel von den

Dotterzellen aus geliefert werde, und auch KAUTZSCH konnte sich von der Scheidung in Entodermzellen und Vitellophagen nicht überzeugen.

Was die Dotterzellen oder Vitellophagen anbelangt (*dz* in Fig. 250 und 251), von denen SCHIMKEWITSCH und MONTGOMERY annehmen, dass sie sich nicht weiter am Aufbau des Embryos betheiligen, so haben sie einen verschiedenen Ursprung. Zunächst entstehen sie bald nach vollendeter Ausbildung des Blastoderms durch Einwanderung von Zellen an beliebigen Stellen der Oberfläche, ferner nach Bildung des unteren Blattes durch Einwanderung einzelner Zellen dieser Formation in den Dotter. Nach MONTGOMERY soll hauptsächlich der zweite Cumulus reichlich Dotterzellen produciren. Schliesslich spricht SCHIMKEWITSCH von einem in späteren Stadien zu beobachtenden Auftreten mesodermaler Phagocyten, die offenbar von den eigentlichen Vitellophagen zu trennen sind.

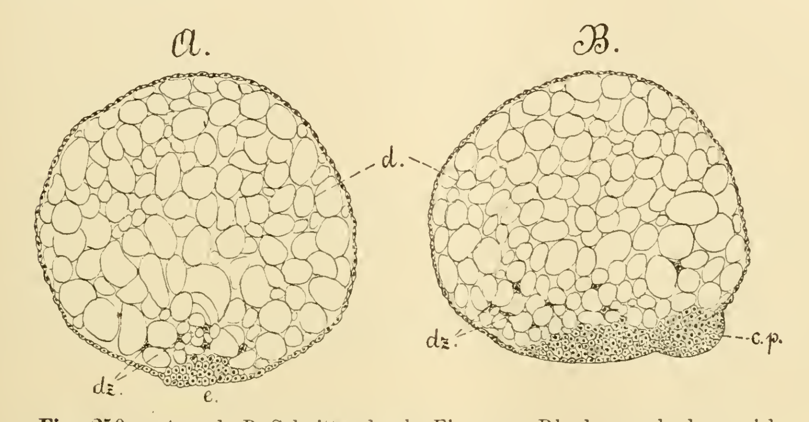


Fig. 250. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Pholcus phalangoides im Stadium der Keimblätterbildung. (Nach MORIN.)
cp zweiter Cumulus, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *e* Einwucherungsstelle des ersten Cumulus.

Im Uebrigen ist so ziemlich Alles bezüglich der beiden Cumuli noch im Unklaren: sowohl die Art ihrer Entstehung, ihre Bedeutung, ihr späteres Schicksal und ihre Orientirung. Während wir nach KISHINOUYE und KAUTZSCH die beiden Cumuli als auseinanderrückende Theile einer ursprünglich einheitlichen Wucherungszone betrachten, lassen sie SCHIMKEWITSCH und MONTGOMERY von Anfang an als getrennte Bildungen auftreten, die erst später mit einander confluiren.

Ueber die Art der Entstehung des unteren Blattes sind die Angaben auch recht mannigfaltig. KAUTZSCH nimmt überall nur solide Einwucherung an und vermuthet, dass auch ausserhalb der Cumuli an der Ventralplatte durch gelegentliche Einwucherung Mesodermzellen (oder Dotterzellen?) gebildet werden. Nach MONTGOMERY findet sich bei Theridium im ersten Cumulus eine säckchenförmige Einstülpung. Nach SCHIMKEWITSCH sind bei Agroeca die beiden Cumuli durch eine Einwucherungszone mit medianer Furche mit einander in Verbindung gesetzt. Bei Telyphonus findet sich nach demselben Autor im Bereiche des ersten Cumulus (sogenannter vorderer Fleck) ein rundliches Grübchen. Dieser vordere Fleck scheint bei den Phalangiden recht undeutlich entwickelt zu sein und bei den Milben findet sich nach den Untersuchungen

von J. Wagner an Ixodes überhaupt nur eine einzige Einwucherungsstelle, in welcher wir vielleicht den verschmolzenen ersten und zweiten Cumulus zu erblicken haben.

Auch die Beziehungen der Orientirung der beiden Cumuli in Hinsicht auf die spätere Lage des Keimstreifs können noch durchaus nicht als klargestellt gelten. Wir haben uns hier mit Rücksicht auf das bei anderen Arthropoden zu beobachtende — allerdings ziemlich willkürlich — an die Angaben von Balfour und Montgomery angeschlossen. Es ist jedenfalls naheliegend, dass die Verbindungslinie der beiden Cumuli in Fig. 249 *C* der ventralen Medianlinie des Keimstreifs entspricht. In diesem Falle ist es dann wahrscheinlich, dass wir in den sich verbreitenden Theilen des ersten Cumulus die Anlagen der Kopflappen zu erblicken haben, während der zweite Cumulus dem späteren Hinterende entspricht. Gerade bezüglich dieses Punktes konnte Kishonouye keine sichere Ueberzeugung gewinnen, und Kautzsch leugnet geradezu das Bestehen irgend welcher bestimmter Relation zwischen der Lage der Cumuli und des späteren Keimstreifs. Kautzsch beruft sich hierbei auf folgendes Experiment: in einer Schale mit plastischer Unterlage wurden Grübchen gemacht und in jedes Grübchen ein Ei von Agelena eingebracht. Wenn dann die beiden Cumuli sichtbar waren, wurden sämmtliche Eier in gleicher Weise orientirt. Die Schale blieb nun — vor Erschütterung geschützt — stehen, und als die Keimstreifanlage sichtbar wurde, zeigte sie sich bei den verschiedenen Eiern ganz verschieden orientirt. Ihre Längsaxe zeigte keine konstante Beziehung zur Verbindungslinie der beiden Cumuli. Nach der gleichen Richtung können vielleicht auch die Resultate gewisser Anstichsversuche gedeutet werden, über welche Kautzsch im Arch. f. Entw.-Mech. 1910 berichtet. Es ergiebt nämlich die Entfernung oder Verletzung des ersten Cumulus keinen konstanten Defect, am wenigsten am Kopflappen.

Die beiden Cumuli scheinen noch vor dem Auftreten der Keimstreifanlage spurlos zu verschwinden. Es wurde zwar von Claparède u. A. angegeben, dass der Primitivcumulus (der zweite oder hintere Cumulus) sich bei manchen Formen als ein nach dem Erscheinen des Keimstreifs sich erhaltendes, dorsal gelegenes Knötchen beobachten lasse. Es scheint sich um eine Verwechslung mit einem bei manchen Spinnen auftretenden Dorsalorgan zu handeln, welches mit dem Primitivcumulus in keiner genetischen Beziehung steht.

Ueber die späteren Umbildungen im Spinnenembryo hier nur kurz Folgendes: In jener Entwicklungsperiode, in welcher durch den Einwucherungsprocess im Bereiche der Cumuli eine Zellanhäufung erzeugt wurde (Fig. 250), besteht der Embryo aus folgenden Schichten: 1) das allgemeine Blastoderm, welches von nun an als Ectoderm bezeichnet werden kann, 2) das durch Einwucherung erzeugte untere Blatt oder die gemeinsame Anlage von Mesoderm und Entoderm und 3) die im Dotter befindlichen Dotterzellen oder Vitellophagen. Wir haben bereits erwähnt, dass die letzteren nach den Untersuchungen von Schimkewitsch und Montgomery an dem Aufbau des Embryos keinen Antheil nehmen, sondern nur der Verarbeitung des Dotters dienen. Kautzsch ist allerdings geneigt, eine wenigstens theilweise Betheiligung der Dotterzellen am Aufbau des Embryos anzunehmen. So sollen sie z. B. zwischen die Zellen des Mesoderms (der somatischen oder splanchnischen Cölomsackwand) eindringen und zu Mesoderm-

zellen werden. Diese Angaben verdienen jedenfalls noch neuerliche Ueberprüfung. Es verdient erwähnt zu werden, dass bei den Scorpionen nach BRAUER die Scheidung von Dotterzellen und Embryonalzellen eine ganz scharfe ist (vgl. p. 134), und das spricht wohl zu Gunsten der Angaben von SCHIMKEWITSCH und MONTGOMERY, nach denen auch die Araneiden sich in gleicher Weise verhalten.

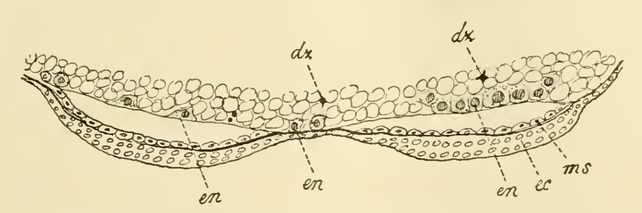


Fig. 251. Querschnitt durch den Thoraxabschnitt des Keimstreifs von Telyphonus caudatus. Beginnende Erhebung der Thoraxextremitäten. In diesen Anlagen ist das Cölom in der Entwicklung begriffen, doch sind die Cölomsäcke gegen den Dotter noch offen. (Nach SCHIMKEWITSCH.)

dz Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entodermzellen der vorderen oder diffusen Entodermanlage, *ms* Mesoderm.

Die Zellmasse unter den Cumuli (die gemeinsame Anlage von Mesoderm und Entoderm) breitet sich, wie erwähnt, unter dem Keimstreif aus. Zunächst liefert sie das Mesoderm (*ms* in Fig. 251 u. 252) des Keimstreifs in der Form von paarigen, den einzelnen Segmenten entsprechenden Zellanhäufungen, welche sich bald zu hohlen, in die Extremitätenanlagen sich fortsetzenden Cölomsäcken umbilden. Bei den Spinnen sind ja die Cölomhöhlen ungemein entwickelt; doch geht die definitive Leibeshöhle nach den Angaben KISHINOUYE's nicht direct aus diesen Cölomhöhlen hervor. Die letzteren sollen vielmehr in den späteren Stadien der Entwicklung atrophiren, während die definitive Leibeshöhle als ein neugebildeter Blutsinus zu betrachten sei.

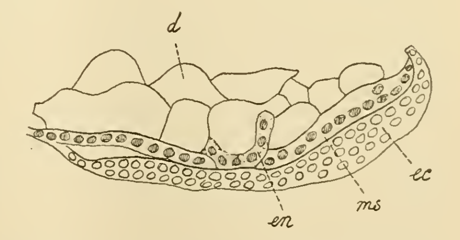


Fig. 252. Querschnitt durch die Abdominalregion des Keimstreifs von Agroeca haglundii. (Nach SCHIMKEWITSCH.)

d Dotter, *ec* Ectoderm, *en* hintere Entodermanlage, *ms* Mesoderm, hier noch einschichtig.

Nach SCHIMKEWITSCH — und hiermit stimmen die Angaben von MONTGOMERY und von CL. HAMBURGER überein, geht nicht das ganze Zellmaterial des „unteren Blattes" in die Bildung der Cölomsäcke auf. Ein Theil desselben wird zur Mitteldarmanlage, und zwar unterscheidet SCHIMKEWITSCH zwei Partien dieser Anlage: 1) die eine gehört dem Cephalothorax an und findet sich in der Gestalt vereinzelter Zellen oder Zellgruppen (*en* in Fig. 251), welche an der Oberfläche des Nahrungsdotters sich vorfinden, aber in ihrem Aussehen von eigentlichen Dotterzellen deutlich unterschieden seien. Das sind die Zellen der diffusen Mitteldarmanlage, welche später das Epithel der Leberausstülpungen bilden; 2) dagegen findet sich in der Abdominalregion eine mediane Zellplatte, die hintere Entodermanlage

(*en* in Fig. 252), welche sich bald zu einem Rohr, dem hinteren Abschnitte des Mesenterons umbildet. Mit diesen Angaben lassen sich die von MONTGOMERY in Uebereinstimmung bringen. Wenigstens hat dieser Autor die hintere Entodermanlage ganz ähnlich beobachtet. Nach CLARA HAMBURGER entsteht der Mitteldarm von Argyroneta aquatica aus 3 Theilen: 1) der hinteren Mitteldarmanlage, welche sich an das Proctodaeum ansetzt und den hinteren Abschnitt des Mitteldarms sammt der Cloakenblase und den MALPIGHI'schen Gefässen liefert, 2) einer ganz ähnlichen vorderen Mitteldarmanlage, welche sich an das Stomodaeum ansetzt, und 3) aus der diffusen Anlage, welche die Leberschläuche liefert. In dem Vorhandensein einer vorderen und hinteren Mitteldarmanlage, welche mit dem Stomodaeum und Proctodaeum in Beziehung treten, tritt ein Verhalten zu Tage, welches an die Art der Entwicklung des Mitteldarms bei den Insecten und bei einigen oben erwähnten Crustaceen (Neomysis und Lernaea, p. 347 u. 348) erinnert. Nach einer neueren Mittheilung von KAUTZSCH (Zool. Anz., 1910) wird von den Theilen des Darmcanals zunächst im Abdomen die Rectalblasenanlage gebildet, von welcher später durch Divertikelbildung die hintere Partie des Mitteldarms und die „Mitteldarmdrüsen" hervorsprossen. Die Zellen der ersten Anlage der Rectalblase lassen sich histologisch von Dotterzellen nicht unterscheiden. Die mesodermale Hülle des Mitteldarms bildet sich aus Zellen, die sich nicht auf ein besonderes Keimblatt zurückführen lassen, da sogenannte freie Dotterzellen (die Blutzellen mancher Autoren) in den Verband der Cölomsäcke eintreten (vgl. p. 362). Die Leber wird durch das Eindringen von Septen in den Dotter differenzirt. Diese Septen stehen in Beziehung zu den Cölomsäcken, aber auch sie lassen weder entodermale noch mesodermale Bestandtheile als solche erkennen. Sie bilden zunächst einheitliche Wucherungen und liefern später sowohl das Drüsenepithel der Leber als auch das zwischen den Leberlappen befindliche Bindegewebe.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, auch bei den Arachniden eine frühzeitige Sonderung der Genitalzellen festzustellen, wie sie von BRAUER für die Scorpione angegeben wurde (vgl. p. 134). Diese Bestrebungen haben bisher zu keinem vollständig gesicherten Resultate geführt. Es sei erwähnt, dass nach HEYMONS die Keimzellen bei den Solifugen als „Cumulus primitivus" angelegt werden und vor diesem dann die Einwucherung des Entomesoderms von einem „Cumulus embryonalis" aus erfolge. Mit etwas weniger Berechtigung hat vielleicht FAUSSEK bei den Phalangiden eine Zellgruppe als Genitalanlage in Anspruch genommen. Im Allgemeinen scheint die Sonderung der Genitalzellen bei den Arachniden erst in den späteren Stadien der Entwicklung zu erfolgen.

Mit den bisher vorliegenden, ziemlich fragmentarischen Nachrichten über die Keimblätterbildung von Limulus lässt sich noch nicht viel anfangen. Nach den Angaben von KINGSLEY für den amerikanischen Limulus polyphemus müsste man annehmen, dass eine totale Durchklüftung des Dotters stattfinde. Dann würde die Blastodermbildung als eine Art von Delamination betrachtet werden müssen. Dies ist jedoch nach den Mittheilungen von KISHINOUYE für den japanischen Limulus longispina nicht zutreffend. Es scheint sich hier um gewöhnliche superficielle Furchung mit Zurückbleiben von Dotterzellen im Inneren

zu handeln. Ebenso unklar sind noch die Angaben über das Auftreten der Cumuli. Kingsley unterscheidet deren zwei, von denen der erstere, früher erscheinende, wohl unserem 1. Cumulus zu vergleichen ist. In seinem Bereiche bildet sich eine longitudinale Rinne (Primitivstreif) aus. Später erscheint eine „posterior cloud“, in welche sich nun der Primitivstreif fortsetzt. Kishinouye hat die hintere Wolke nicht beachtet. Nach ihm ist nur ein Cumulus vorhanden, welcher schon während der Ausbildung des Blastoderms durch vermehrte Zelltheilung am entsprechenden Pole des Eies entsteht. Doch findet er in späteren Stadien in den hinteren Theilen des segmentirten Keimstreifs eine rinnenförmige Einwucherungszone, die er als Primitivstreif bezeichnet. Die Zellmasse des Cumulus und die von dem Primitivstreif gebildete soll das Mesoderm repräsentiren, während die Dotterzellen, welche später das Mitteldarmepithel liefern (?), als Entoderm betrachtet werden.

C. Onychophora.

So weit wir die wenig geklärten Vorgänge der ersten Entwicklung der Onychophoren bisher überblicken können, scheinen in ihr Züge erhalten zu sein, durch die sie sich an die Anneliden anschliessen, während nach anderer Richtung eine Uebereinstimmung mit der Entwicklungsweise der Myriopoden und vor Allem der Insecten nicht zu verkennen ist. Mit Recht hat Escherich auf diese letzteren Beziehungen in neuerer Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher gelenkt. Man wird die Vorgänge der Keimblätterbildung bei den Insecten nur dann richtig verstehen können, wenn man in der Entwicklungsweise der Onychophoren das wichtige Bindeglied erkennt, das den Anschluss der Anneliden an die Antennaten vermittelt. Man wird die Beziehungen, welche die Onychophoren in ihrer Entwicklungsweise zu der der Anneliden darbieten, nicht überschätzen dürfen. Sie können der Sachlage nach nur allgemeinerer Natur sein. Wir finden hier nichts mehr von der eigenthümlichen streng determinativen Furchungsart der Anneliden, keine Anklänge an den Spiraltypus usw. Die Entwicklung der Onychophoren hat nicht determinativen Character, die Furchung ist bei den Formen mit dotterreicheren Eiern eine superficielle. Ueberhaupt zeigt die Entwicklung der Onychophoren im Allgemeinen mehr arthropodenmässiges Gepräge. An die Anneliden erinnert die Schliessung des Blastoporus längs einer median verlaufenden Naht und seine Beziehungen zu Mund und After. Es finden sich auch in der Entwicklungsweise des Mesoderms und in der Art der Ausbildung der Keimstreifhälften Anklänge an die Anneliden-Entwicklung, auf welche wir bereits im Speciellen Theile dieses Werkes hingewiesen haben.

Die verschiedenen Peripatus-Arten sind meist vivipar. Ihre Eier entwickeln sich im Uterus und es finden sich bei ihnen die verschiedensten, mehr oder minder augenfälligen Einrichtungen zur Ernährung der Embryonen. Auf letztere gehen wir hier nicht näher ein. Doch sei erwähnt, dass manche Formen sich durch grössere, dotterreichere Eier, andere durch besonders kleine, dotterarme Eier auszeichnen. Gerade bei den letzteren wird durch Verwachsung des Embryos mit der Uteruswand, durch Placentar- und Hüllenbildungen am meisten für die Ernährung des Embryos gesorgt. Bei diesen

letzteren Formen ist auch offenbar die Entwicklungsweise beträchtlich abgeändert. Aehnlich wie bei den Säugethieren, hat hier ein secundärer Dotterverlust die ersten Entwicklungsvorgänge beeinflusst. Wir halten uns demnach an die Formen mit grösseren dotterreicheren Eiern, welche nach unserer Ansicht die ursprünglichere Art der Entwicklung bewahrt haben. Zu diesen gehört Peripatus (Peripatoides) novae-zealandiae, über dessen Entwicklung einige Angaben von Lilian Sheldon (S. 1898, 1899) vorliegen, ferner der von Evans (1902) untersuchte Eoperipatus weldoni. Auch Peripatus (Paraperipatus) novae-britanniae, dessen Entwicklung Willey (1898) studirte, würde sich hier anschliessen. Die Entwicklung der capländischen Formen war schon von Balfour und Sedgwick bekannt geworden. Ueber die ersten Stadien, welche Sedgwick offenbar nur in macerirtem Zustande erhalten hatte, hat neuerdings Purcell (F. 1906) einige kurze Angaben mitgetheilt. Verschiedene Mittheilungen finden sich auch bei Bouvier (F. 1906, 1907).

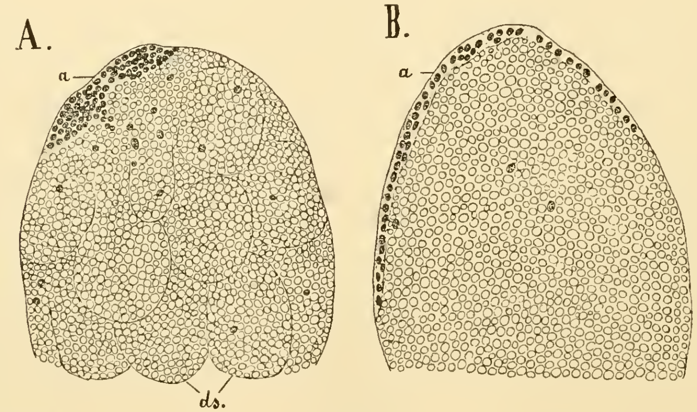


Fig. 253. *A* und *B* Theile von Schnitten durch das Ei von Peripatus novae-zealandiae, im Stadium der Blastodermbildung. (Nach L. Sheldon.) *A* zeigt die „polar area" und die Dotterzerklüftung, *B* die beginnende Umwachsung des Eies.
a polar area, *ds* Dottersegmente.

Wenn wir die Angaben von L. Sheldon über die ersten Entwicklungsvorgänge bei Peripatus novae-zealandiae richtig deuten, so handelt es sich bei dem grossen und dotterreichen Ei dieser Form um eine rein superficielle Furchung mit vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies. Die Furchungskerne rücken hier nämlich nicht überall gleichzeitig an die Oberfläche. Sie treten zuerst an einer bestimmten Stelle auf, welche nach unserer Vermuthung dem späteren Hinterende der Ventralseite entspricht. Indem sie sich hier vermehren, bilden sie eine periphere Anhäufung (protoplasmic oder polar area, Fig. 253 *A*) von Zellen, welche sich später an der Oberfläche des Eies ausbreiten (Fig. 253 *B*) und schliesslich durch eine Art Umwachsungsprocess ein die ganze Peripherie des Eies umhüllendes Blastoderm bilden. Diese Ausbreitung des Blastoderms scheint nicht ausschliesslich durch Vermehrung und Wanderung der Zellen der polar area zu erfolgen. Es scheinen hierbei auch neu aus dem Dotter auftretende Furchungskerne be-

theiligt zu sein, welche sich am Rande der sich ausbreitenden Blastodermscheibe einfügen.

Frühzeitig finden sich im Inneren des Dotters vereinzelte „Zellen", welche allmählich an Zahl zunehmen. Es scheint sich, wie bei den Insecten, um „Furchungszellen" zu handeln, welche bei der Blastodermbildung im Inneren des Dotters zurückbleiben, eventuell auch um Elemente, welche schon während oder bald nach der Blastodermbildung eine Rückwanderung in den Dotter antreten. Sie liefern später das Entoderm resp. die Elemente der Mitteldarmanlage. Gewisse Angaben von SHELDON scheinen anzudeuten, dass während der Blastodermbildung eine Ballung des Nahrungsdotters um diese im Inneren befindlichen Elemente stattfindet, Vorgänge, welche der sogenannten secundären Dotterfurchung der Insecten zu vergleichen wären.

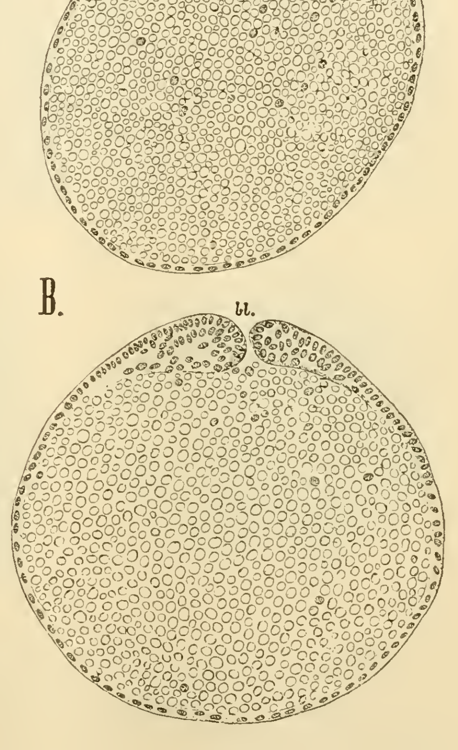


Fig. 254. *A* und *B* Schnitte durch das Ei von Peripatus novaezealandiae, auf dem Stadium nach der Blastodermbildung und Invagination. (Nach L. SHELDON.)
bl Blastoporus.

Die Keimblätterbildung erfolgt bei Peripatus novaezealandiae durch eine mit Einstülpung verbundene Einwucherung von einer hügelartigen Blastodermverdickung aus. Wenn wir die Angaben von L. SHELDON richtig umdeuten, so entspricht diese Wucherungszone der anfänglich vorhandenen „polar area". SHELDON hat allerdings, wie im Speciellen Theile genauer erörtert ist (1. Aufl., p. 680 u. ff.), die betreffenden Stadien in anderer Weise orientirt. Nur der Vergleich mit den sonst bei Arthropoden zu beobachtenden Vorgängen ermächtigt uns, ihre Angaben in anderer Weise zu deuten, d. h. die Stelle der ersten Blastodermanlage mit dem später auftretenden „Cumulus primitivus" der Lage nach zu identificiren.

Es breitet sich von der Stelle der nun stattfindenden Einstülpung unter der oberflächlichen Zellschicht des Keimhügels eine mehrschichtige Lage Mesodermzellen aus, während — wie es scheint — vom Boden der Einstülpung weitere Entodermzellen in den Dotter gelangen. Der Blastoporus streckt sich später in die Länge und stellt dann eine schmale Rinne dar, deren Boden von dem kernhaltigen Dotter gebildet wird.

Hier schliessen sich die Beobachtungen an Peripatus capensis an, über dessen erste Entwicklungsvorgänge wir noch weniger auszusagen wissen, als bei der vorhergehenden Form. Es findet sich auch hier die Mesodermanlage als ein den nun langgestreckten Blastoporus umgebender Wall von Zellen, an welchem man bald eine von hinten nach vorn fortschreitende Abgliederung von Ursegmenten bemerken kann. Wir finden dann zwei seitliche in Cölomsäckchen gegliederte Mesodermstreifen, welche hinten in eine ungegliederte Mesodermpartie übergehen, die das Hinterende des Blastoporus hufeisenförmig umzieht. Hier — am hinteren Ende der Embryonalanlage — findet sich eine Wucherungszone (sogenannter Primitivstreif der englischen Autoren, *w* in Fig. 255 u. 256 *A* u. *B*), von welcher stets neues mesodermales Zellmaterial nach vorne zur Verlängerung der Mesodermstreifen abgegeben wird.

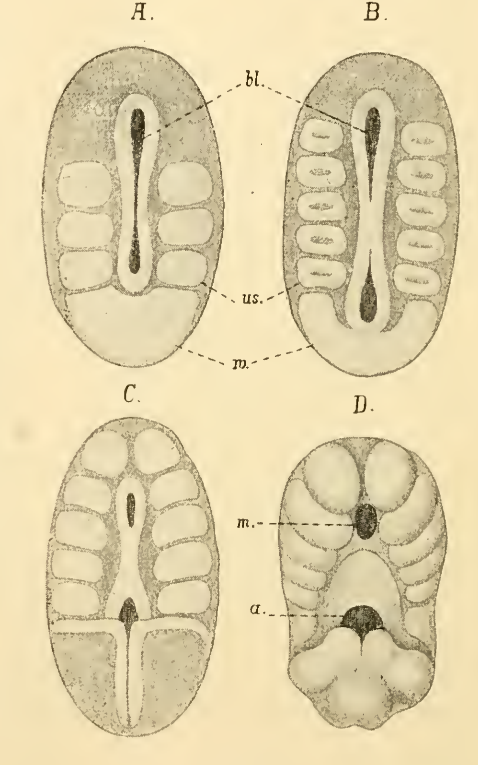


Fig. 255. Fig. 256.

Fig. 255. Embryo von Peripatus capensis. (Nach Balfour.)
bl Blastoporus, *w* Wucherungszone.

Fig. 256. *A—D* Embryonen von Peripatus capensis, den Schluss des Blastoporus, die Segmentierung des Mesoderms und die Krümmung des Embryos zeigend. (Nach Balfour und Sedgwick.)
a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *us* Ursegmente, *w* Wucherungszone.

Der Verschluss des Blastoporus vollzieht sich derart, dass in den mittleren Partien seine Ränder sich nähern (Fig. 256) und mit einander verwachsen, während sein vorderes und hinteres Ende unter Vermittlung ectodermaler Einstülpungen in die Mund- und Afteröffnung übergehen (*m* u. *a* Fig. 256 *D*).

Die Mittheilungen von Evans über einige Stadien der Entwicklung von Eoperipatus weldoni ergänzen das Bild der Onychophorenentwicklung in erwünschter Weise, und tragen zur

Klärung einiger, nicht unwichtiger Punkte bei. Das jüngste Stadium, von welchem befriedigende Querschnitte gewonnen werden konnten (Fig. 257 *A* bis *C*), war ein Gastrulastadium mit langgestrecktem Blastoporus, welcher auch noch in der Mitte keinerlei Verschluss zeigte, also vielleicht etwas älter war als das Stadium der Fig. 255. Das Ectoderm war an der Ventralseite hoch und zum Theil mehrschichtig, an der dorsalen Seite aber spärlich entwickelt, was vielleicht darauf hinweist, dass die Entwicklung dieser Schicht von der Ventralseite gegen die dorsale Partie fortschreitet. In der centralen Dottermasse (*d*) finden sich nirgends Zellkerne. Doch zeigen die Querschnitte Fig. 257 *A* und *B*,

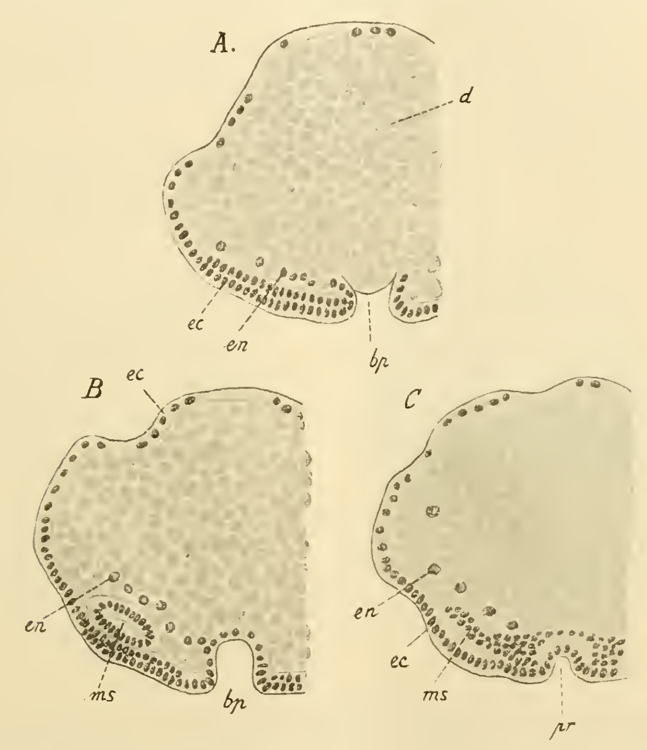


Fig. 257. Drei Querschnitte durch ein Gastrulastadium von Eoperipatus weldoni. (Nach EVANS.) Etwas schematisirt.

A und *B* durch die Region des langen spaltförmigen Blastoporus, *C* durch die Region der Primitivrinne und der Mesodermwucherungszone.

bp Blastoporus, *d* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *pr* sogenannte Primitivrinne.

welche durch die Region des Blastoporus gehen, dass von diesem Gebilde aus Entodermkerne (*en*) in die oberflächlichen Dotterschichten einzudringen im Begriffe sind. Man könnte sagen, die Gastrulation ist hier ein Invaginationsprocess, bei welchem die durch Umschlag des Blastoporusrandes ins Innere gelangten Zellen sich in den oberflächlichen Schichten des Nahrungsdotters ausbreiten. Dieser Process der Entodermbildung findet in den vorderen Partien (Fig. 257 *A*) weniger intensiv, am intensivsten in den hinteren Partien (Fig. 257 *B*) des Blastoporus statt. Das Mesoderm entsteht nicht vom Blasto-

porusrande, sondern von einer hinter dem Blastoporus gelegenen Wucherungszone. EVANS beschreibt von einem etwas älteren Stadium, welches vielleicht unserer Fig. 256 *C* entsprechen dürfte, die Verhältnisse dieser Wucherungszone in folgender Weise: Man findet in der Medianlinie eine seichte Rinne, welche mit dem Blastoporus nicht zusammenhängt, die Primitivrinne (primitive groove *pr* in Fig. 257 *C*) und neben dieser Furche rechts und links je eine Mesodermeinwucherungsstelle. Diese beiden Entstehungsorte des Mesoderms werden von EVANS als Primitivstreifen bezeichnet. Sicher ist, dass das Mesoderm hinter dem Blastoporus einwuchert und sich von da bald in zwei nach vorn ziehende Mesodermstreifen sondert, welche dann in Segmente zerfallen. Daher sieht man an unserer Fig. 257 *B* auch schon die Anlage eines Cölomsackpaares im Durchschnitt getroffen, obgleich die eigentliche Mesodermbildungszone selbst nur im Schnitte der Fig. 257 *C* dargestellt ist.

Fig. 258 stellt einen Querschnitt durch ein späteres Stadium dar, zu einer Zeit, in welcher der Blastoporus zum grössten Teil mit Ausnahme seines vorderen und hinteren Endes bereits verschlossen ist, also etwa entsprechend dem Stadium der Fig. 256 *C* oder *D*.

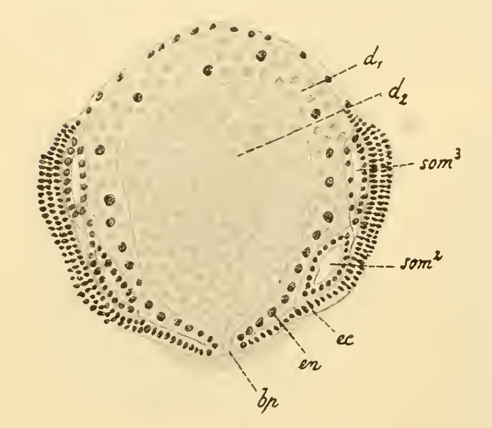


Fig. 258. Querschnitt durch ein späteres Stadium von Eoperipatus weldoni. (Nach EVANS.) Vielleicht ungefähr dem Stadium 256 *C* entsprechend. Der Querschnitt zeigt die vordere noch offene Partie des Blastoporus, es sind im Querschnitt zwei aufeinanderfolgende Cölomsäcke (som^2 und som^3) getroffen.

bp vorderer Blastoporusrest, durch welchen Dotter nach aussen hervorquillt, *d* periphere Dotterschicht, welche die Entodermkerne *en* enthält, d_2 centrale, kernlose Dotterschicht, *ec* Ectoderm, *en* Entodermkerne, som^2, som^3 Cölomsomite.

Der Querschnitt trifft den Horizont durch das vordere noch offene Stück des Blastoporus. Man sieht, dass hier — ebenso wie durch die hintere Blastoporuslücke — Dottermassen nach Aussen treten, welche sich auf der Oberfläche des Embryos verbreiten. Dieses Hervorquellen von Dottermassen ist nicht unwichtig. Es klärt gewisse Bilder auf, welche Fräulein SHELDON beschrieben hat und scheint bei den verschiedenen Formen, ja selbst bei den Embryonen ein und derselben Form in verschieden starkem Maasse vorzukommen. Ferner zeigt Fig. 258, dass die Entodermkerne (*en*) sich nun schon über die ganze Dotteroberfläche verbreitet haben und sich der oberflächlichen Dotterrinde (d_1) in solcher Weise bemächtigt haben, dass diese Schicht, die nun an Cytoplasma reicher wird, sich durch eine scharfe Grenzlinie von der centralen Dottermasse (d_2) abtrennt. Man könnte diese oberflächliche Schicht d_1 als die syncytiale Anlage des Mitteldarmepithels bezeichnen. Die centrale Dottermasse hat bisher noch den ursprünglichen Character bewahrt. Sie zeigt erst wichtige Veränderungen in einem späteren Stadium, welches in Fig. 259 im Quer-

schnitte dargestellt ist. Es sind jetzt Entodermkerne in die Innenmasse getreten und dieselbe wurde um diese Kerne geballt. Es geht hier ein Process vor sich, welcher dem der Dotterfurchung bei den Insecten völlig zu vergleichen ist. Diese Dotterballen im Inneren gehen einem allmählichen Zerfall und einer Resorption entgegen. Man sollte glauben, dass auch ihre Kerne — als Vitellophagenkerne — degeneriren müssten. Dies scheint aber nach EVANS nicht der Fall zu sein. Sie sollen wieder in die oberflächliche Schicht zurücktreten und dort an dem Aufbau des Mitteldarmepithels Antheil nehmen. Merkwürdige Vorgänge in der Entwicklung des Mitteldarms von Paraperipatus novae-britanniae hat WILLEY berichtet — eine Art Histiolyse, die ziemlich schwer zu verstehen ist. Wir müssen gestehen, dass wir die Vermuthung von EVANS, dass es sich bei diesen Bildern um Macerationseffecte handelt, für gerechtfertigt halten.

Wie wir schon früher hervorgehoben haben, zeigt die Keimblätterbildung von Peripatus gewisse Anknüpfungspunkte an die Entwicklungsweise der Anneliden. In erster Linie ist hier das Schicksal des Blastoporus zu berücksichtigen, der sich bei Peripatus derart verschliesst, dass sein Vorderende Beziehungen zum Stomodaeum, sein Hinterende solche zur späteren Afteröffnung aufweist. Bei den Anneliden wird im Allgemeinen der Blastoporus in der Richtung von hinten nach vorn spaltförmig geschlossen; doch geht hier, wie wir in p. 261 ausgeführt haben, die Afteröffnung aus einer Zellgruppe hervor, welche ursprünglich dem Hinterrande des Blastoporus angehört. Als Landmarke für die richtige Auffassung der ersten Entstehung des Analfeldes mag die „Analzelle“ $2d^{22}$ dienen, welche jedenfalls an der Ausbildung dieses Feldes betheiligt ist. Was die Lage der Mesodermstreifen und das Vorhandensein einer hinter dem Blastoporus gelegenen Wucherungszone für ihre Verlängerung anbetrifft, so ist darauf hinzuweisen, dass die Zelle *4d* und ihre Descendenten M^1 und M^2, die beiden Urmesodermzellen ursprünglich bei den Anneliden dem Hinterrande des Blastoporus angehören. Würden ihre Descendenten diese Lage beibehalten, so würden auch bei den Anneliden die beiden Mesodermstreifen hinter dem Blastoporus hufeisenförmig ineinander übergehen. Recht auffallende Aehnlichkeiten ergeben sich in der Art der Entwicklung der Keimstreifen bei Peripatus und bei den Oligochäten resp. Hirudineen. Diese Uebereinstimmungen, auf welche wir im Speciellen Theile p. 688, hingewiesen haben, können natürlich nur den Werth interessanter Analogien für sich beanspruchen.

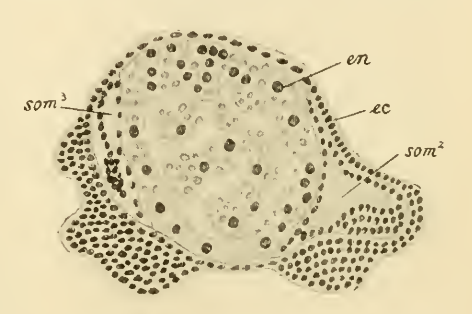


Fig. 259. Ein etwas schräg geführter Querschnitt durch den vorderen Körperabschnitt eines späteren Stadiums von Eoperipatus weldoni. (Nach EVANS.) *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *som²*, *som³* zweites und drittes Cölomsegment.

Die Entwicklungsweise der amerikanischen Onychophoren ist offenbar in ihren ersten Stadien stark secundär modificirt. Wir überlassen ihre Behandlung dem Speciellen Theile.

D. Myriopoda.

Die Nachrichten über die Keimblätterbildung bei Myriopoden lauten, trotz der eingehenden Untersuchung von HEYMONS an Scolopendra cingulata und dalmatica noch immer ziemlich unklar und wenig befriedigend. Man wird sie im Allgemeinen wohl mit den für Peripatus gemachten Angaben in Uebereinstimmung bringen können, wenn man sich vor Augen hält, dass hier die Ausbildung der ersten Keimesschichten mit keinerlei Art von Invagination verbunden ist, sondern durch solide Zelleinwucherung erzielt wird. Dieser Einwucherungsprocess geht ursprünglich von einer dem Cumulus primitivus der Spinnen zu vergleichenden Stelle aus; er ist nach HEYMONS nicht ausschliesslich auf diese Stelle beschränkt, sondern ziemlich diffus und scheint sich bei der später erfolgenden Streckung der Embryonalanlage, welche zur Bildung des Keimstreifs führt, weiter nach vorn auszubreiten. Die Stelle der ursprünglichen Einwucherung entspricht dem späteren Hinterende des Keimstreifs. Von einem Blastoporus oder einer median längsverlaufenden Rinne, wie wir sie für Peripatus geschildert haben, konnte HEYMONS bei Scolopendra nichts beobachten, während man nach den Angaben von SOGRAFF für Geophilus das Vorhandensein einer derartigen Bildung vermuthen konnte. Im Uebrigen sind diese Differenzen nicht erstaunlich und bieten für die Zurückführung der Verhältnisse der Myriopoden auf die von Peripatus keine ernsthaften Schwierigkeiten. Dass eine Einstülpung durch solide Einwucherung ersetzt ist, kommt in vielen Fällen zur Beobachtung. Wir sind gewohnt, derartige Processe als principiell übereinstimmende zu betrachten.

Ein weiterer Unterschied zwischen der Entwicklungsweise der Myriopoden und Peripatus bezieht sich auf das Schicksal der Dotterzellen resp. auf die Art der Entstehung des Mitteldarmepithels. Bei den dotterreicheren Eiern mancher Onychophoren werden die Dotterzellen dazu verwendet, schliesslich das Mitteldarmepithel aufzubauen. Auch bei den Myriopoden wurde ihnen von einigen Autoren, wie SOGRAFF und HEATHCOTE, die gleiche Rolle zugeschrieben. Dagegen haben die Untersuchungen von HEYMONS an Scolopendra ergeben, dass die Dotterzellen als Vitellophagen ausschliesslich dazu dienen, den Nahrungsdotter zu verarbeiten. Sie nehmen an dem Aufbau des Embryos weiter keinen Antheil, sondern gehen in den späteren Stadien der Entwicklung einem Zerfall entgegen. Das Mitteldarmepithel wird hier von besonderen Entodermzellen geliefert, welche der oben erwähnten Einwucherung entstammen. Sie dringen in den Dotter nicht oder nur ganz wenig ein und breiten sich zunächst an der Ventralseite des Embryos an der Oberfläche des Dotters als innerste Schicht unter dem Keimstreif aus. Der Dotter wird schliesslich von dieser Entodermzellschicht, welche auf diese Weise zur Anlage des Mitteldarmepithels wird, umwachsen. In späteren Stadien, wenn die Entodermzellen sich schon zu einem deutlichen cubischen Epithel zusammengeschlossen haben, nehmen sie Nahrungsdotterpartikelchen in sich auf, welche sie durch intracelluläre Verdauung assimiliren. Dieser Vorgang ist der Ausbildung secundärer Dotterpyramiden bei Crustaceen zu vergleichen, wie denn überhaupt die Entodermbildung der Myriopoden gewisse Anklänge an die Verhältnisse jener Formen, die wir als „Mysis“-Typus zusammengefasst haben, vor Allem an die von

J. Wagner für Neomysis beschriebenen Vorgänge aufweist. Die Betrachtung der Entodermbildung der Crustaceen lehrt uns auch, dass bei nahestehenden Formen in einem Falle das Mitteldarmepithel von Dotterzellen geliefert werden kann, während in anderen Fällen eine Scheidung in Vitellophagen und Entodermzellen eingetreten ist. Wir werden demnach auf die angedeutete Differenz kein allzugrosses Gewicht zu legen haben. Wir müssen hinzufügen, dass bei Scolopendra die Dotterzellen und die Entodermzellen in den ersten Stadien ihrer Entwicklung kaum voneinander zu unterscheiden sind.

Die Furchung von Scolopendra wird von Heymons in gleicher Weise dargestellt, wie von Sograff für Geophilus. Es handelt sich um eine besondere Art der superficiellen Furchung unter Ausbildung primärer Dotterpyramiden. Zunächst vermehren sich die

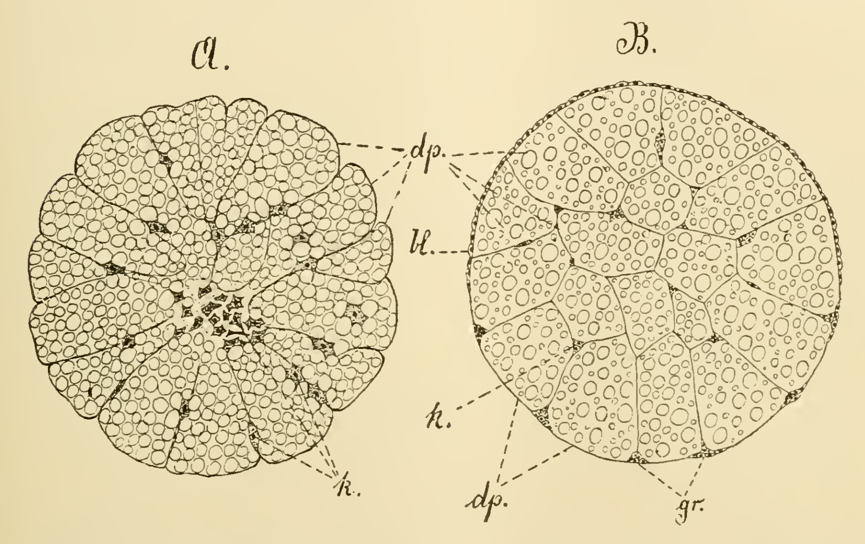


Fig. 260. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung. (Nach Sograff.)
bl Blastoderm, *dp* Dotterpyramiden, *gr* Gruppen von Blastodermzellen an der späteren Dorsalseite, *k* Kerne mit umgebendem Plasmahof.

„Furchungszellen“ im Inneren der gemeinsamen Dottermasse. Dann wird dieselbe durch Furchen, welche von der Oberfläche einschneiden, in „primäre Dotterpyramiden“ zerfällt, welche sich nicht vollständig voneinander trennen, sondern im Inneren mit einer gemeinsamen, kernhaltigen, centralen Dottermasse zusammenhängen (Fig. 260 *A*). Eine Zugehörigkeit der einzelnen Dotterpyramiden zu bestimmten Furchungskernen ist eigentlich nicht nachweisbar, wird aber von Heymons angenommen. Nun beginnen einzelne Furchungszellen, d. h. Kerne mit der sie umgebenden Plasmamasse, an die Oberfläche zu wandern. Sie benützen hierbei — und dieses Verhalten ist sehr bemerkenswerth und einzig dastehend — als Weg die zwischen den Dotterpyramiden vorhandenen Spalten. Wenn sie die Oberfläche erreicht haben, gruppiren sie sich zunächst zu getrennten Plasmainseln (*gr* in Fig. 260 *B*), welche jedoch sich bald unter Zellvermehrung ausbreiten und zu einem einheitlichen Blastoderm (*bl* in Fig. 260 *B*) zu-

sammenfliessen. Das Blastoderm entsteht nicht an der ganzen Oberfläche gleichzeitig, sondern — wie man für Geophilus vermuthen kann — zunächst an der Ventralseite und breitet sich von hier nach der Dorsalseite aus. HEYMONS vermuthet, dass bei Scolopendra cingulata die Stelle, an welcher die Blastodermzellen sich zuerst an der Oberfläche zur Bildung eines geschlossenen Blastoderms zusammenschliessen, gerade der späteren Einwucherungsstelle (Cumulus primitivus) gegenüberliegt. Doch lässt sich diesbezüglich nichts Sicheres aussagen. Es wiederholen sich hier dieselben Ungewissheiten der Orientirung, wie für Peripatus novae-zealandiae nach SHELDON. Bei Scolopendra dalmatica ist die Zellgruppe des Cumulus primitivus die erste noch vor der Blastodermbildung an der Oberfläche erscheinende Zellansammlung. Doch geht die weitere Blastodermbildung nicht von dieser Stelle aus, sondern es bilden sich, wie wir oben geschildert haben, da und dort selbständige Zellinseln. Ob diese Inseln sich zunächst im Umkreise des Cumulus primitivus zu einem geschlossenen Blastoderm vereinigen, oder vielleicht überall gleichzeitig, wird nicht angegeben.

Bei der Blastodermbildung werden nicht sämmtliche „Furchungszellen" aufgebraucht, sondern es bleibt eine centrale Gruppe von Kernen mit umgebendem Plasma, welche wohl den einzelnen Dotterpyramiden zuzurechnen sind, im Inneren zurück[1]). Aus ihnen werden Dotterzellen, die an dem Aufbau des Embryos weiter nicht betheiligt sind; HEYMONS bezeichnet die zum Zwecke der Blastodermbildung an die Oberfläche rückenden Zellen als Intercalarzellen und betont, dass die Intercalarzellen etwas mehr Bildungsdotter besitzen, als die im Dotter zurückbleibenden Zellen. Das Emporrücken der Intercalarzellen wird als intravitelline Sonderung der Furchungszellen bezeichnet. HEYMONS erblickt in ihr gewissermassen den ersten Act der Gastrulation. Die Dotterpyramiden mit den ihnen zugehörigen, im Dotter verbleibenden Kernen werden als Macromeren, die emporrückenden Intercalarzellen als Micromeren betrachtet und der ganze Vorgang als eine Art Epibolie aufgefasst. Wir können uns dieser Anschauungsweise, die offenbar durch die Vorstellungen HEYMONS über den Zeitpunkt der Gastrulation bei den Insecten beeinflusst ist, nicht anschliessen. Die Vorgänge der Blastodermbildung bei den Myriopoden sind gewiss eigenthümliche und schwer zu deuten, aber mit einer Epibolie haben sie nach unserer Ansicht gar nichts zu thun. Das wesentlichste Merkmal der Epibolie ist die polare Anordnung der beiderlei Zellsorten. Es handelt sich um eine Macromerenmasse der vegetativen Hälfte und eine sie umwachsende Micromerenhaube der animalen Keimespartie. Hier ist weder von einer derartigen polaren Anordnung, noch von einem Umwachsungsvorgang, einem Vorschieben des Randes der Micromerenkappe etwas zu bemerken. Das Aufsteigen der Intercalarzellen erfolgt in radiärer Richtung vom Eicentrum aus. Es ist nach unserer Auffassung auch irreleitend, die primären Dotterpyramiden als Macromeren zu bezeichnen. Sie sind wohl vermuthlich den primären Dotterpyramiden der Crustaceen und Arachniden gleichzusetzen. Bei diesen Formen ist aber von einer Scheidung in Macromeren und Micromeren nichts zu

1) Bei Pachyjulus sollen nach SILVESTRI bei der Blastodermbildung keine Furchungszellen im Dotter verbleiben.

erkennen. Wir werden vielleicht dem beschriebenen Vorgange am ehesten gerecht werden, indem wir von hypothetischen Deutungen absehen, und ihn als superficielle Furchung unter gleichzeitigem Zurückbleiben einer Anzahl von Dotterzellen bezeichnen. Ob man berechtigt ist, in diesen zurückbleibenden Zellen schon einen Theil des Entoderms zu erblicken und in ihrem Zurückbleiben schon einen ersten Act, einen Vorläufer der Gastrulation zu erblicken, soll hier nicht näher untersucht werden. Wir kommen auf diese Frage später bei den ganz ähnlichen Vorgängen der Insecten zurück. Wenn wir uns auf die Vorkommnisse bei den Myriopoden beschränken, so spricht eigentlich nichts für diese Auffassung. Eine Anzahl von Furchungszellen rückt an die Oberfläche, um dort das Blastoderm zu bilden. Andere bleiben im Inneren zurück, werden zu Vitellophagen und degeneriren später. Was berechtigt uns, diesen Theil der Dotterzellen dem Entoderm zuzurechnen?

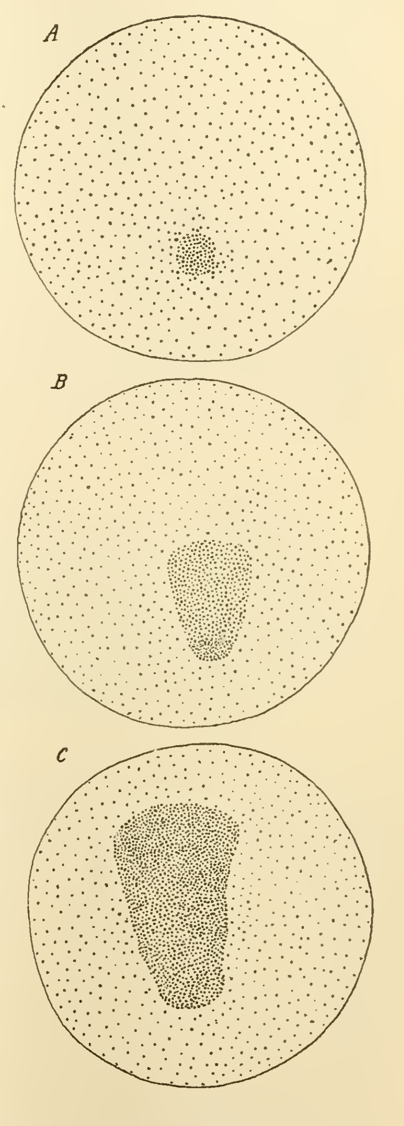


Fig. 261. Drei Oberflächenansichten des Keimes von Scolopendra cingulata. (Nach HEYMONS.)
Man sieht in *A* die Einwucherungsstelle, in *B* und *C* die Ausbildung der Keimstreifanlage.

Es muss nämlich erwähnt werden, dass nicht alle Dotterzellen, welche wir in späteren Stadien im Embryo von Scolopendra vorfinden, dieser Quelle entstammen. Es kommen noch weitere Dotterzellen hinzu, welche von der Einwucherungszone und ihrer näheren und ferneren Umgebung herrühren. Wir kommen hiermit zur Beschreibung jener Processe, welche HEYMONS als circumpolare Sonderung bezeichnet. Nach vollendeter Blastodermbildung bei Scolopendra cingulata (und bei Scolopendra dalmatica schon früher) kommt es an einer bestimmten Stelle der Keimesoberfläche, welche HEYMONS — eigentlich ziemlich willkürlich — als vegetativen Pol bezeichnet, zur Ausbildung einer bei Oberflächenbetrachtung rundlichen mehrschichtigen Zellansammlung, welche dem mehrschichtigen Cumulus primitivus der Spinnen verglichen werden kann (Fig. 261 *A*). Es entspricht diese Einwucherungsstelle später dem hinteren Ende des Keimstreifs. Man wird die erste Ent-

stehung dieser Zellansammlung bei Scolopendra cingulata wohl auf eine Einwanderung von Blastodermzellen zurückführen dürfen. Bei Scolopendra dalmatica scheint es sich um eine Anhäufung von Intercalarzellen zu handeln. Während sich diese Zellansammlung durch Zelltheilung und durch neues Hinzuwandern von Blastodermzellen vergrössert, wandern einzelne Zellen des so entstehenden unteren Blattes oder Entomesoderms in den in der Umgegend des Cumulus primitivus schon etwas aufgelockerten Nahrungsdotter ein und werden zu Dotterzellen (*dz* in Fig. 262), welche sich von den im Dotter bereits befindlichen weder durch ihr Aussehen, noch durch ihr späteres Schicksal unterscheiden lassen. Die Entstehung dieser „secundären" Dotterzellen ist aber nicht auf die Region des Cumulus primitivus beschränkt. Sie findet auch in seiner Umgebung vom Blastoderm aus statt. Dort wandern einzelne Blastodermzellen in den Dotter, um zu Dotterzellen zu werden. Möglicherweise werden auch einzelne Intercalarzellen, ohne an die Oberfläche zu gelangen, direct in Dotterzellen umgewandelt.

Schon frühzeitig verfallen einzelne in den Dotter einwandernde Zellen einer Degeneration (Fig. 264 *p*). Es erinnert dies an die Degenerationsprocesse, welche vor Allem Herrick für verschiedene Decapoden beschrieben hat, sowie an das Schicksal der von Heymons für die Insecten angegebenen sogenannten Paracyten.

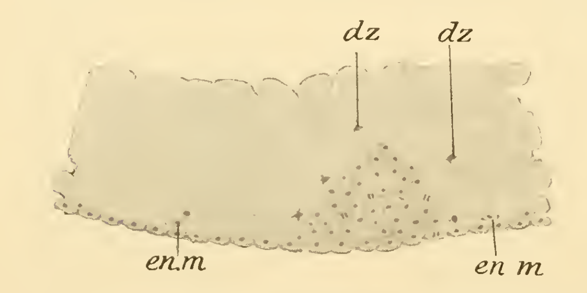


Fig. 262. Schnitt durch die Einwucherungsstelle von Scolopendra cingulata. (Nach Heymons.)

dz Dotterzellen, *en.m* Zellen des unteren Blattes, welche sich entweder zu Entodermzellen oder zu Mesodermzellen ausbilden können.

Das Blastoderm scheint in verschiedenen Regionen der Eioberfläche von verschiedener Mächtigkeit zu sein. Entsprechend der späteren Dorsalseite ist es dünner, an der Ventralseite erscheint im Umkreise des Cumulus primitivus eine wohl durch Zelltheilungsvorgänge und durch näheres Aneinanderrücken der Blastodermzellen bedingte Verdickung. Das Einwandern von Zellen geht nun nicht nur am Cumulus primitivus, sondern — wie es scheint — in der ganzen verdickten Region der Ventralseite vor sich. Die einwandernden Zellen, welche ein unteres Blatt bilden, unterscheiden sich nicht in ihrem Aussehen, wohl aber nach ihrem späteren Schicksal, welches, wie es nach der Schilderung Heymons scheint, durch ihre Lage und durch den Zeitpunkt ihrer Einwanderung bestimmt wird.

Die ersten einwandernden Zellen werden, wie gesagt, zu Dotterzellen. Ihnen folgen Zellen, welche, an der Oberfläche des Dotters verbleibend, später zu Entodermzellen (Mitteldarmanlage) werden (Fig. 263 *en.m*). Noch etwas später gerathen Zellen unter das Blastoderm, welche von Heymons als Mesenchymzellen in Anspruch genommen werden. Alle diese Vorgänge gehen — wie es scheint — ganz continuirlich in einander über. Die Entodermzellen sind von

den Dotterzellen Anfangs nicht zu unterscheiden, ebenso wie sie von den Mesenchymzellen nicht zu trennen sind. Es scheint, dass der Einwanderungsprocess zuerst im Bereiche des Cumulus primitivus einsetzt und sich von hier auf die Umgebung dieser Stelle und bald auf die ganze verdickte ventrale Partie des Blastoderms ausbreitet. Schliesslich soll die Zelleinwanderung auch in den dorsalen Partien des Blastoderms zu beobachten sein. Doch meint HEYMONS, dass die spärlichen, von den dorsalen Partien des Blastoderms einwandernden Zellen ausschliesslich zu Mesenchymzellen werden.

Nun erfolgt die Entwicklung des Keimstreifs und der denselben characterisierenden Mesodermstreifen, ein Process, der von HEYMONS als somatoblastische Sonderung bezeichnet wird. Die ursprüngliche Keimstelle (Cumulus primitivus) verliert ihre scharfe Begrenzung. Gleichzeitig entwickelt sich von ihr aus in der Richtung nach vorne eine streifenförmige Verdickung (Fig. 261 *A* u. *B*), welche aus mehreren Zellschichten besteht und die erste Anlage des Keimstreifs darstellt. Es handelt sich bei seiner Ausbildung um einen von der Keimstelle als Ausgangspunkt „in ganz bestimmter Richtung fortschreitenden Wucherungsprocess". Die unteren Schichten der genannten Verdickung werden zu den Mesodermstreifen. Ueber ihre

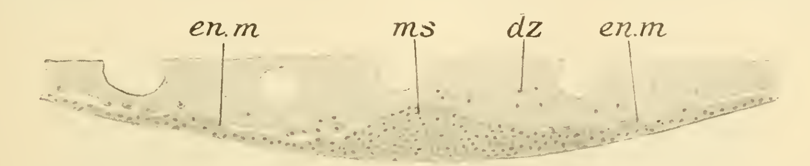


Fig. 263. Schnitt durch die Einwucherungsstelle von Scolopendra cingulata in einem späteren Stadium. (Nach HEYMONS.)
dz Dotterzellen, *en.m* Zellen des unteren Blattes, aus welchem Entodermzellen oder Mesodermzellen hervorgehen können, *ms* Mesodermanlage.

Entstehung schreibt HEYMONS: „Die am Hinterende, an der ehemaligen Keimstelle, durch die Immigration hervorgerufene starke, zapfenförmige Verdickung ist im Verschwinden begriffen. Die dort eingedrungenen Zellen beginnen sich gleichmässig zu vertheilen und erzielen dies durch eine nach vorne gerichtete Wanderung. Hiermit schiebt sich also unter der Oberfläche der Embryonalanlage eine von ihrem Hinterende ausgehende tiefere (dem Mesoderm zuzurechnende) Zellenmasse nach vorn. Diese Zellenmasse, welche Anfangs in Form eines medianen Kieles in den Dotter vorspringt, erfährt nun vor Allem eine sehr wesentliche Verstärkung noch dadurch, dass sich von dem Ectoderm der Embryonalanlage Zellen loslösen, in die Tiefe rücken und damit die Bildung einer zusammenhängenden Mesodermschicht, des „Mesoblasts" herbeiführen."

Mit der hier gemachten Angabe, dass die mesodermale Zellenmasse „Anfangs in der Form eines medianen Kieles in den Dotter vorspringt", steht eine weitere Angabe von HEYMONS in einem gewissen Widerspruch, dass die Bildung des Mesoderms „von vornherein in Form von zwei parallelen Streifen angelegt wird, die von einem gemeinsamen Punkte, der früher am Hinterende befindlichen Keimstelle, ausgehen und sich von dort allmählich nach vorn hin ausdehnen, wobei sie sich auch nach vorn etwas verbreiten". Möglicherweise

handelt es sich um zwei zeitlich aufeinander folgende Entwicklungszustände des Mesoderms, indem sich ursprünglich ein medianer kielförmiger Zellstreifen herausbildet, der sich später durch seitliches Auseinanderrücken in zwei laterale Mesodermstreifen (*ms* in Fig. 264) spaltet. Diese Verhältnisse erscheinen noch nicht genügend geklärt. Besteht der ursprünglich vorhandene mediane kielförmige Zellstreifen nur aus Zellen, welche durch Wanderung vom Cumulus primitivus aus nach vorne geschoben wurden, oder findet in seinem Bereiche auch eine Einwucherung von Blastodermzellen statt? Im letzteren Falle könnten wir in seinem Vorhandensein vielleicht — wie bei Peripatus — den Ausdruck einer Streckung des Blastoporus erblicken.

In den vordersten Enden der Keimstreifanlage, jener Region entsprechend, welche die ältesten und sonach am weitest entwickelten Partien des Keimstreifs enthält, ist die Trennung der Mesodermanlage in zwei lateralwärts auseinander gerückte Portionen, die paarigen Mesodermstreifen, naturgemäss am deutlichsten. Auf diese Region bezieht sich die Fig. 264. Man erkennt, dass das Ectoderm in der medianen Partie ganz dünn ist und dass sich unter ihm nur vereinzelte Mesenchymzellen vorfinden, während seitlich das Ectoderm verdickt ist und unter ihm die Querschnitte der beiden Mesoderm-

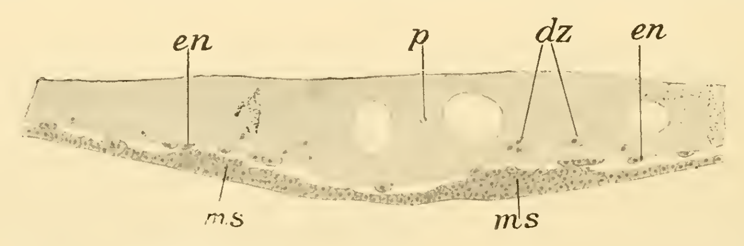


Fig. 264. Querschnitt durch die vordere Region einer jungen Keimstreifanlage von Scolopendra cingulata. (Nach HEYMONS.)
dz Dotterzellen, *en* Entodermzellen, *ms* Mesoderm, *p* sogenannte Paracyten, d. i. Dotterzellen, die frühzeitig der Degeneration anheimfallen.

streifen sichtbar sind. In dieser Region soll nach HEYMONS eine Verstärkung der Mesodermstreifen durch Hinzutreten von ectodermalen Elementen stattfinden — eine Angabe, die Manchem vielleicht etwas zweifelhaft erscheinen dürfte. Doch ist darauf hinzuweisen, dass auch für Crustaceen, vor Allem für verschiedene Malacostraken, die Angabe gemacht wurde, dass in der naupliaren Region des Keimstreifs Mesodermbildung durch Einwanderung ectodermaler Elemente vorkomme, so von NUSBAUM für Mysis, von CANO für verschiedene kurzschwänzige Decapoden u. A. Diese Verhältnisse erfordern noch eine entsprechende Nachuntersuchung. Die Angabe von HEATHCOTE, dass bei Julus auch emporwandernde Dotterzellen sich an der Verstärkung der Mesodermstreifen betheiligen, konnte HEYMONS nach seinen Befunden an Scolopendra nicht bestätigen.

Wenn später die Segmentirung des Keimstreifs einsetzt, so werden die drei Keimblätter schärfer von einander getrennt. Die Entodermzellen schliessen sich zu einem die Oberfläche des Dotters bedeckenden Plattenepithel (Fig. 265 $en_{,,}$) zusammen. Diese entodermale Zellplatte gehört Anfangs nur den ventralen Partien des

Keimes an. Sie entwickelt sich aber nicht nur unter dem Keimstreif, sondern greift seitlich über ihn hinaus. Später vergrössert sie sich und umwächst schliesslich den ganzen Nahrungsdotter. Dieser Umwachsungsprocess scheint ausschliesslich auf Vergrösserung und Ausdehnung der ursprünglich nur ventral vorhandenen Entodermschicht zurückzuführen zu sein. Während so bei den Chilopoden der Nahrungsdotter auf diese Weise ins Innere des Mitteldarms gelangt, bildet sich bei den Diplopoden das Mitteldarmrohr als eine im Dotter gelegene Röhre heraus (METSCHNIKOFF, HEATHCOTE, CHOLODKOWSKY 1895 an Julus, HEYMONS 1901 an Glomeris). Der Dotter gelangt hier also in die Leibeshöhle, wo er allmählich resorbirt wird. Die Verhältnisse liegen hier ähnlich, wie bei den Cladoceren und Aehnliches wurde von Mc MURRICH für Cymothoa angegeben.

Gleichzeitig haben sich auch die Mesodermstreifen vom Ectoderm schärfer abgetrennt. Sie zerfallen nun, der Segmentirung des Keimstreifs entsprechend, in paarige Ursegmente, in denen bald durch Spaltung die Cölomhöhlen zur Ausbildung kommen. Die Cölomsäckchen gewinnen bei den Myriopoden eine ansehnliche Ausdehnung und entsenden je ein Divertikel in die Extremitätenanlagen.

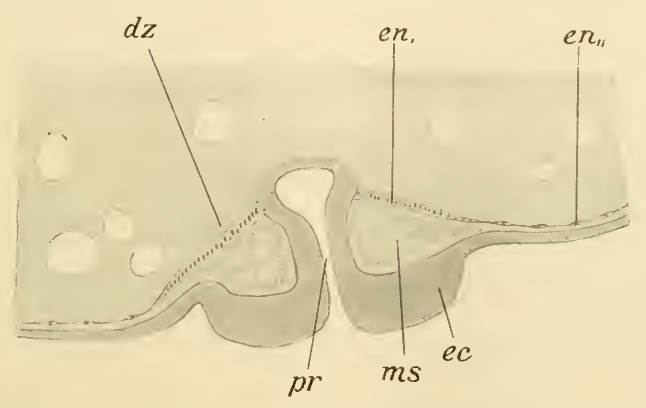


Fig. 265. Querschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifes von Scolopendra cingulata. (Nach HEYMONS.) Der Schnitt hat das Proctodaeum (*pr*) und die Afteröffnung getroffen.

dz Dotterzelle, *en,* entodermale Zellplatte, die sich an das Proctodaeum anschliesst, *en,,* entodermales Plattenepithel, *ec* Ectoderm, *ms* Mesoderm, *pr* Proctodaeum.

Noch ein paar Worte über die späteren Umwandlungen der entodermalen Epithelschicht. Dieselbe ist ursprünglich — wie wir gesehen haben — ein ganz flaches Plattenepithel (Fig. 265 *en,,*). Wenn später das Stomodaeum und Proctodaeum als ectodermale Einstülpungen zur Ausbildung gelangen, so wird das Entoderm in der nächsten Umgebung des inneren Endes des Proctodaeums zu einer etwas höheren Cylinderzellenschicht umgewandelt (Fig. 265 *en,*). Es wiederholen sich hier genau die gleichen Vorgänge, wie bei vielen Crustaceen, bei denen auch die erste Ausbildung definitiven Mitteldarmepithels in innigem Anschluss an die Proctodaeum-Einstülpung stattfindet. Wir fügen hinzu, dass die Verhältnisse dieser Region, wie sie der Querschnitt Fig. 265 nach HEYMONS darstellt, eine vollkommene Uebereinstimmung mit der hinteren Mitteldarmanlage der Insecten

erkennen lässt. Die Mitteldarmanlage besteht nun bei Scolopendra aus zwei Abschnitten. Vorne ein weiter mit Plattenepithel überkleideter Sack, der den Nahrungsdotter umschliesst und welcher nach hinten in eine trichterförmig verengte, mit Cylinderepithel ausgekleidete Partie übergeht, welche an das Proctodaeum grenzt. Die Plattenepithelzellen der vorderen Partie nehmen nun Dotterpartikelchen in sich auf und werden hierdurch zu ziemlich grossen, cubischen Elementen umgewandelt. Sie verhalten sich ganz ähnlich, wie die Entodermzellen von Neomysis nach der Schilderung von J. Wagner. Während nun der Dotter immer mehr und mehr resorbirt wird, vergrössert sich die hintere verengte Partie des Mitteldarms auf Kosten der vorderen. Inzwischen finden sowohl im Cylinderepithel der hinteren, als in dem cubischen Epithel der vorderen Partie Zelldestructionen und ein Ersatz durch regenerationsfähige, embryonale Elemente statt.

Wir müssen noch mit einigen Worten auf die erste Embryonalanlage, auf die von uns als Cumulus primitivus bezeichnete Keimstelle oder Wucherungszone zurückkommen. Heymons hat es wahrscheinlich gemacht, dass in dem hier einwuchernden Zellmaterial auch die Genitalzellen enthalten sind. Es stimmt dies mit den unten darzustellenden Verhältnissen bei den Insecten, für welche Heymons eine am hinteren Ende der Keimstreifanlage gelegene „Fossa genitalis" nachgewiesen hat.

E. Insecten.

Trotzdem die Keimblätterbildung der Insecten ein viel und eingehend untersuchtes Gebiet ist, so sind wir doch noch zu keiner vollständigen Klärung der hier vorliegenden Fragen gekommen. Die Ursachen hierfür liegen zum Theil in den Schwierigkeiten, die sich der Beschaffung eines lückenlosen Materials und dessen Verarbeitung in den Weg stellen, zum Theil sind sie in dem Umstande zu suchen, dass offenbar die betreffenden Vorgänge in den verschiedenen Gruppen auf recht verschiedenartige Weise ablaufen.

Von vorne herein würden wir wohl vermuthen, dass bei den ursprünglichen Insecten, also etwa in der Gruppe der Apterygogenea und der Orthopteren, die nächsten Anklänge an die Vorgänge der Keimblätterbildung der Myriopoden zu finden wären. Das ist auch bis zu einem gewissen Grade der Fall; daher wir unsere Darstellung der Keimblätterbildung der Insecten mit einer Schilderung des Verhaltens der genannten Gruppen einleiten werden. Allerdings zeigen gerade die ursprünglichsten Formen in einer wichtigen Hinsicht ein etwas abweichendes Verhalten. Während bei den Myriopoden, wenn wir der Darstellung von Heymons für Scolopendra folgen, die Dotterzellen zu Grunde gehen, ohne an dem Aufbau des Embryos irgendwie Antheil zu nehmen, sollen sie nach der Darstellung desselben Autors bei Lepisma das Mitteldarmepithel liefern, und ähnlich verhalten sich auch die Odonaten (Libellen), bei denen nach Heymons und H. Tschuproff wenigstens ein Theil des Mitteldarmepithels von den Dotterzellen gebildet wird. Diese Befunde würden sonach darauf hindeuten, dass die Entwicklungsweise der ursprünglichsten Insecten sich nicht direct an die der Myriopoden anschliesst oder von dort abzuleiten ist. Eher würde man

an die dotterreicheren Eier der Onychophoren als Ausgangspunkt der Verhältnisse bei den Insecten zu denken haben. Derartige Varianten in der Ausbildung der Keimschichten können nicht in Erstaunen versetzen, wenn man die unendliche Mannigfaltigkeit der Processe im Kreise der Arthropoden überblickt. Auch bei den Crustaceen finden sich die gleichen Varianten in der Art der Verwendung der Dotterzellen, wie wir seinerzeit ausgeführt haben.

Ueber die Embryologie der Apterygota sind wir noch immer recht unvollständig unterrichtet. Zwar liegen seit den Zeiten Nicolet's (1842) verschiedentliche Angaben von Uljanin (S. 1875, 1876), J. Barrois (S. 1879), Lemoine (S. 1882), Grassi (S. 1885), Heymons (F. 1897), Uzel (F. 1898), Prowazek (F. 1900) u. A. hierüber vor; sämmtliche in Bezug auf Keimblätterbildung mehr oder minder fragmentarischen Characters. Etwas eingehender sind die Mittheilungen von A. Claypole (F. 1898) für Anurida maritima. Unter diesen Umständen halten wir es für zweckentsprechend, unsere Schilderung ausschliesslich auf die Darstellung der Verhältnisse bei Lepisma saccharina zu beschränken, welche von Heymons und Uzel untersucht wurde, und verweisen bezüglich der übrigen Formen auf die zusammenfassende Darstellung von Uzel.

Das Ei von Lepisma ist von länglich-elliptischem Umriss und wird von einer doppelten Membran (Exochorion und Endochorion) umhüllt abgelegt. Ein Keimhautblastem fehlt hier, wie auch bei den Orthopteren. Die Furchung ist eine rein superficielle. Die Furchungskerne vermehren sich durch fortgesetzte Theilung und begeben sich an die Oberfläche des Keimes, um dort in bekannter Weise das Blastoderm auszubilden. Hierbei bleiben einzelne „Furchungszellen“ im Dotter zurück, um dort zu Dotterzellen zu werden. Doch scheint es nach den Angaben von Uzel, dass nicht alle später im Dotter befindlichen Zellen durch Theilung von diesen ursprünglich zurückgebliebenen abstammen, sondern dass auch nach erfolgter Blastodermbildung eine Rückwanderung einzelner Blastodermzellen in den Dotter vor sich geht, wodurch die Zahl der Dotterzellen vermehrt wird.

Die erste Anlage des Keimstreifs tritt in der Form einer rundlich-dreieckigen Blastodermverdickung an der Ventralseite ziemlich weit hinten auf (Fig. 266). Indem die vorderen Ecken sich etwas ausbuchten, erscheinen hier frühzeitig die Kopf- oder Scheitellappen, während der Keimstreif später durch Streckung in die Länge wächst (Fig. 267 *A*). Dass die erste Anlage des Keimstreifs so kurz ist, kommt auch bei verschiedenen Orthopteren, so bei Gryllus und Periplaneta, ferner bei Stagomantis nach Wheeler, bei Eutermes nach Knower zur Beobachtung. Graber hat solche Formen als kurzkeimige (brachyblastische) den langkeimigen (tanyblastischen) gegenübergestellt, bei welchen der Keimstreif von Anfang an einen grösseren Theil der Eioberfläche bedeckt. Mit Rücksicht auf das Verhalten von Scolopendra könnte man geneigt sein, das Verhalten der kurzkeimigen Formen als ein ursprüngliches zu betrachten. Doch macht Heymons wohl mit Recht darauf aufmerksam, dass die nächstverwandten Formen sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten. So ist Periplaneta eine kurzkeimige, Phyllodromia mehr eine langkeimige Form, Gryllus gehört zu den brachyblastischen, Gryllotalpa zu den tanyblastischen Formen.

Es dürfte sonach diesen Differenzen kein allzu grosser Werth beizumessen sein.

Der Keimstreif von Lepisma wird zweischichtig, indem in der Mitte der Keimstreifanlage und in ihren hinteren Partien eine solide Zelleinwucherung stattfindet. Die einwuchernden Zellen, welche sich bald unter dem Ectoderm des Keimstreifs zu einer einfachen Zellschicht ausbreiten, stellen das Mesoderm (Fig. 267 *ms*) des Embryos dar. Das Entoderm ist durch die Dotterzellen repräsentirt.

Hierauf erfolgt die Gliederung des Keimstreifs, seine Versenkung in den Dotter, die Ausbildung von Amnion und Serosa, welche bei dieser Form durch einen offen stehenden Amnionporus mit einander in Verbindung bleiben, das Auftreten von Stomodaeum und Proctodaeum in der Form von Ectodermeinstülpungen etc. Alle diese Vorgänge sollen hier nicht näher betrachtet werden. Erwähnt sei nur, dass in frühen Stadien am hintersten Ende des Keimstreifs eine Zellgruppe in die Tiefe verlagert wird: die Genitalanlage (Fig. 267 *A gz*). Es stimmt dies mit den Beobachtungen von HEYMONS, welcher an Forficula und verschiedenen Orthopteren die Sonderung der Genitalanlage von einer dem hintersten Keimstreifende angehörigen Genitalgrube aus nachweisen konnte.

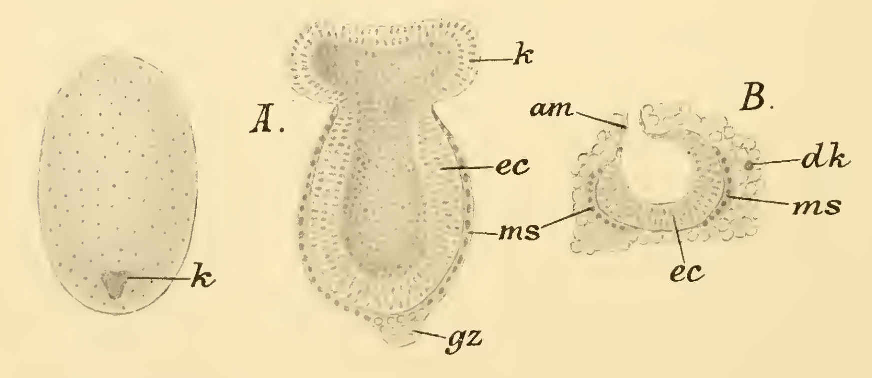


Fig. 266. Ei von Lepisma saccharina mit jüngster Keimstreifanlage *k*. (Nach HEYMONS.)

Fig. 267. *A* Junger Keimstreif von Lepisma saccharina, *B* derselbe im Querschnitt. (Nach HEYMONS.)
am Amnion, *dk* Dotterkern, *ec* Ectoderm, *gz* Genitalzellen, *k* Kopflappen, *ms* Mesoderm. Der Keimstreif ist in den Dotter versenkt und nachenförmig ausgehöhlt.

Hier müssen uns noch die späteren Schicksale der Dotterzellen beschäftigen. Die nächste Veränderung, welche im Nahrungsdotter zu beobachten ist, ist der für die Insecten im Allgemeinen characteristische Vorgang der Dotterfurchung. Hierbei wirken die „Dotterzellen“ als active Centren der Ballung des Nahrungsdotters. Es werden um jeden einzelnen Dotterkern entsprechende Territorien der Nahrungsdottermasse durch auftretende Furchen abgegrenzt. So entstehen die sogenannten Dottersegmente oder Dotterschollen. Der ganze Nahrungsdotter wird in solche Theilstücke zerfällt. Jedes einzelne Dottersegment enthält in seinem Inneren einen Dotterkern mit umgebender Protoplasmamasse (die frühere sogenannte „Dotter-

zelle“). Der Process ist bei Lepisma, wie auch bei den Blattiden nicht gerade übermässig deutlich. Bei anderen Insecten (Lepidopteren, Coleopteren) ist die Abgrenzung der einzelnen Dottersegmente eine viel schärfere.

Während bei den meisten Insecten die Kerne der Dottersegmente bald ungemein gross werden und sich durch Chromatinreichthum auszeichnen, unterscheiden sie sich bei Lepisma nicht von den übrigen Kernen der Embryonalzellen. Auch konnte hier von den Vorgängen amitotischer Kerntheilung, die sonst bei den Dotterkernen häufig sind, nichts beobachtet werden.

Die Anlage des Darmcanals besteht nun aus dem ectodermalen Stomodaeum und Proctodaeum, welche an die durchfurchte Nahrungsdottermasse heranreichen. Letztere repräsentirt die Mitteldarmanlage, welche sich nun bald mit Mesodermzellen umhüllt, aus denen später die Muscularis des Mitteldarms sich entwickelt.

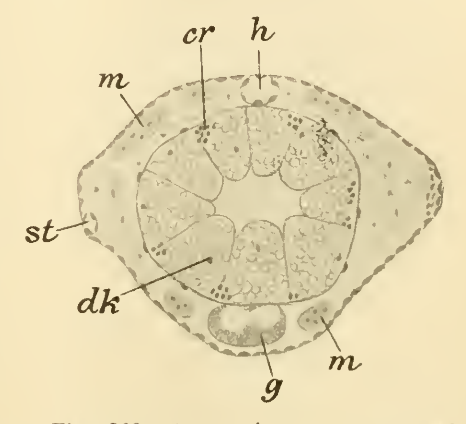


Fig. 268. Querschnitt durch das 7. Abdominalsegment einer jungen Lepisma-Larve. (Nach HEYMONS.)
cr Crypten, *dk* Dotterkern, *g* Abdominalganglion, *h* Herz, *m* Muskelquerschnitt, *st* Stigma.

Indem sich nun die Dottersegmente an die genannte Muscularisschicht anschliessen (Fig. 268), entsteht im Inneren des Nahrungsdotters ein Hohlraum (die Höhle des Mesenterons), welche von einem eiweiss- und fetthaltigen Dotterdetritus erfüllt ist. Nun verlieren einzelne Dottersegmente ihren ganzen Gehalt an Nahrungsdottersubstanzen. Sie werden so zu kleinen Zellen, welche sich auf mitotischem Wege theilen. So werden in der Wand des Mitteldarmes kleine Zellgruppen (*cr* in Fig. 268) gebildet, in denen wir die Anlage der sogenannten Crypten des Mitteldarmepithels zu erblicken haben. Wie sich die übrigen Dottersegmente später zu gewöhnlichen Mitteldarmepithelzellen umwandeln, wurde nicht genauer verfolgt.

Hier schliessen sich die Libelluliden an. Bei diesen wird das Mesoderm, wie bei so vielen Insecten durch Einwucherung von einer median verlaufenden Rinne des Keimstreifs (Fig. 269 *A r*) aus gebildet. Vielleicht auch zum Theil durch Einwanderung einzelner Blastodermzellen von den seitlichen Partien des Keimstreifs (*m'* in Fig. 269 *B*). Im Dotter sind bei der Blastodermbildung sogenannte „Dotterzellen“ zurückgeblieben. Letztere liefern auch hier nach HEYMONS und H. TSCHUPROFF wenigstens einen Theil (nämlich den mittleren Abschnitt) des Mitteldarmepithels. Nach TSCHUPROFF kann man ihrem späteren Schicksale nach zweierlei Sorten von Dotterzellen unterscheiden. Die einen werden bei der Dotterfurchung zu Mittelpunkten der Dottersegmente, ihre Kerne werden gross. Diese sogenannten Vitellophagen (*vit* in Fig. 270) gehen später wenigstens zum Theil zu Grunde. Ein anderer Theil der Dotterzellen nimmt

an der Dotterfurchung keinen Antheil. Sie bleiben klein und behalten den Character gewöhnlicher Embryonalzellen (*en* in Fig. 270). Das Darmlumen entsteht hier, wie bei Lepisma, indem sich die Dottersegmente an die Oberfläche gegen die Muscularis hinziehen. Hierbei gerathen dann die kleinen Entodermzellen zwischen die grossen Vitellophagen und bilden Gruppen, in denen die Anlage der Crypten (Fig. 270) zu erkennen ist, von denen aus sich in der Larve die Regeneration des ganzen Mitteldarmepithels vollzieht. Diese Verhältnisse stimmen mit den für Lepisma geschilderten vollkommen überein.

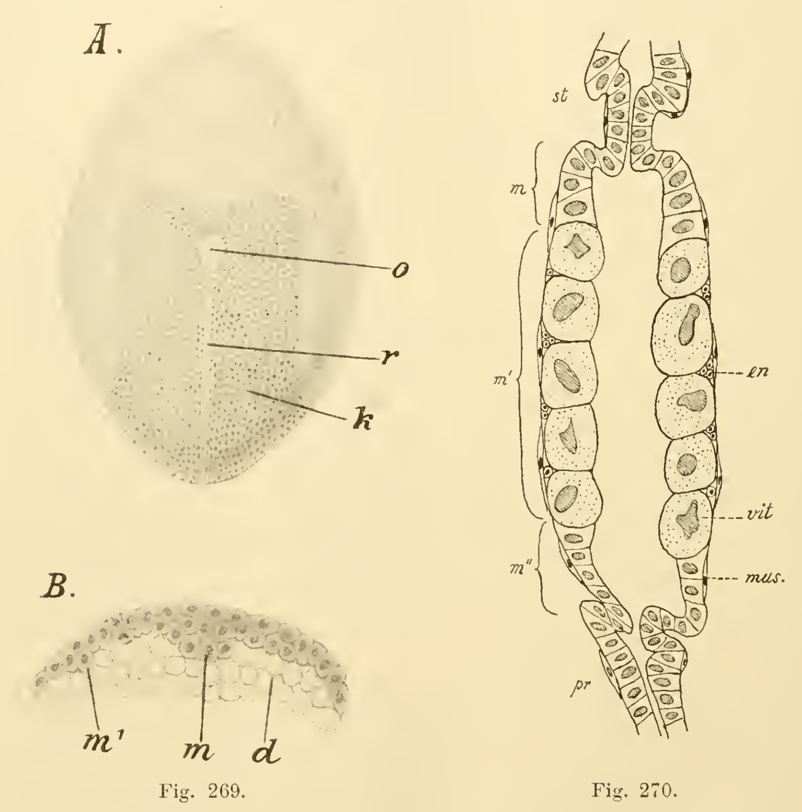


Fig. 269. Fig. 270.

Fig. 269. *A* Ei von Libellula quadrimaculata mit Keimstreifanlage, von der Ventralseite.

B Querschnitt durch den Keimstreif von Libellula quadrimaculata, die Primitivrinne an diesem Schnitt nicht deutlich. (Nach HEYMONS.)

d Nahrungsdotter, *k* Keimstreifanlage, *m* unteres Blatt (nach HEYMONS Mesoderm), *m'* seitlich gelegene Mesodermzelle, *o* Anlage der Stomodaeum-Einstülpung, *r* Primitivrinne.

Fig. 270. Sagittalschnitt durch den Darmcanal einer Libellulidenlarve (Epithecia bimaculata). (Nach TSCHUPROFF.)

en kleine Entodermzelle, *m*, *m'*, *m''* drei hintere einander folgende Abschnitte des Mitteldarms; *m* und *m''* haben nach TSCHUPROFF Epithel ectodermaler Abkunft, *m'* entodermaler Abkunft, *mus* Muscularis, *pr* Proctodaeum, *vit* Vitellophagen, *st* Stomodaeum.

Man erkennt aber aus Fig. 270, dass auf dem geschilderten Wege nur ein Theil der Mitteldarmwand gebildet wird. Ein vorderer, becherförmiger Abschnitt (*m*), der sich an das Stomodaeum anschliesst,

hat Anfangs anderen Character. Ebenso verhält sich ein hinterer Abschnitt (m''), der seinen Anschluss an das Proctodaeum (pr) findet. Diese beiden Partien des Mitteldarms werden von Tschuproff von dem ectodermalen Stomodaeum resp. Proctodaeum abgeleitet. Später sind die drei so verschieden entstandenen Partien des Mitteldarms der Libellenlarven nicht von einander zu unterscheiden. Es haben sich auch in dem vorderen und hinteren Abschnitte die characteristischen Crypten herausgebildet. Kurz, die drei Abschnitte sind zu einem einheitlichen Gebilde geworden.

Die Frage nach der Herkunft des vorderen und hinteren Abschnittes des Mitteldarms bei den Libellen führt uns zur Besprechung des bis in die neueste Zeit strittig gebliebenen Punktes in der Lehre der Keimblätterbildung bei den Insecten, zu der von Heymons u. A. vertretenen Ansicht von der ectodermalen Abstammung des Mitteldarmepithels bei den pterygoten Insecten.

Zur allgemeinen Orientirung über die Verhältnisse, unter denen sich die Embryonalanlage der Insecten herausgestaltet, diene hier nur kurz Folgendes. Der Insectenembryo entwickelt sich nicht aus dem ganzen Blastoderm, sondern aus einer an der Ventralseite auftretenden streifenförmigen Blastodermverdickung, welche als Keimstreif bezeichnet wird (vgl. Fig. 269 *A*). Jene Theile des Blastoderms, welche nicht zur Bildung des Keimstreifs verwendet werden, liefern später die Embryonalhüllen: Amnion und Serosa. Der Keimstreif wächst in die Länge und zeigt bald Spuren von Segmentirung. Das Vorderende ist durch zwei seitliche Ausladungen, die dem primären Kopfsegmente angehörigen Kopf- oder Scheitellappen (k in Fig. 267 *A*), gekennzeichnet.

Die ursprüngliche Keimstreifanlage besteht, als einfache Blastodermverdickung, zunächst aus einer einzigen Zellenlage. Sie wird aber bald zweischichtig, indem zu der anfänglich vorhandenen Zellenschicht eine zweite untere Schicht von Zellen hinzukommt, welche von den Autoren je nach der Auffassung verschieden benannt worden ist (Fig. 271 *A*, *B* u. *C*). Heymons bezeichnet sie als Mesoderm und diese Bezeichnung ist insofern zutreffend, als jedenfalls das ganze spätere Mesoderm in dieser unteren Schicht enthalten ist. Fraglich ist nur, ob die untere Schicht auch entodermale Elemente, d. h. Zellen enthält, welche später das Mitteldarmepithel liefern sollen. Wir haben für die Bezeichnung dieser unteren Schicht nach dem Vorgange Kowalevsky's den indifferenten Terminus „unteres Blatt“ gewählt, welcher sich insofern empfiehlt, als er über die spätere Verwendung dieser Schicht zunächst nichts aussagt.

Das untere Blatt entsteht im Allgemeinen von einer in der Medianebene nach der ganzen Länge des Keimstreifs sich entwickelnden Rinne (r in Fig. 269 *A*) aus. Wir haben diese Rinne schon oben bei der Schilderung der Libelluliden-Entwicklung erwähnt. Nur in seltenen Fällen wird sie vollständig oder fast vollständig vermisst (Gryllotalpa und Phyllodromia, nach Heymons 1895 und Nusbaum und Fuliński 1906, 1909). Die Entwicklung des unteren Blattes geht in der Weise vor sich, dass entweder aus der Rinne sich eine röhrenförmige Einstülpung (Fig. 271 *A*) entwickelt, deren Lumen später undeutlich wird (Fig. 271 *B* u. *C*), oder aber indem von der Rinne aus eine einfache Zelleinwucherung stattfindet. Später breiten sich die Zellen des unteren Blattes unter dem Ectoderm in

einfacher oder mehrfacher Schicht aus (Fig. 269 *B*, 271 *C*). Auch zeigt sich bald eine Neigung zur Trennung in zwei laterale Partien, in denen wir dann die beiden Mesodermstreifen (Fig. 271 *D*) zu erkennen haben. In jenen Fällen, in denen man wie bei Gryllotalpa und Phyllodromia eine Rinne vermisst, wird eine mehr diffuse Art der Entstehung des unteren Blattes angegeben, indem an beliebigen Stellen des Keimstreifs, besonders aber an seinen lateralen Partien einzelne Zellen in die Tiefe rücken sollen. Ein ähnlicher Vorgang wird von HEYMONS auch für jene Formen ange-

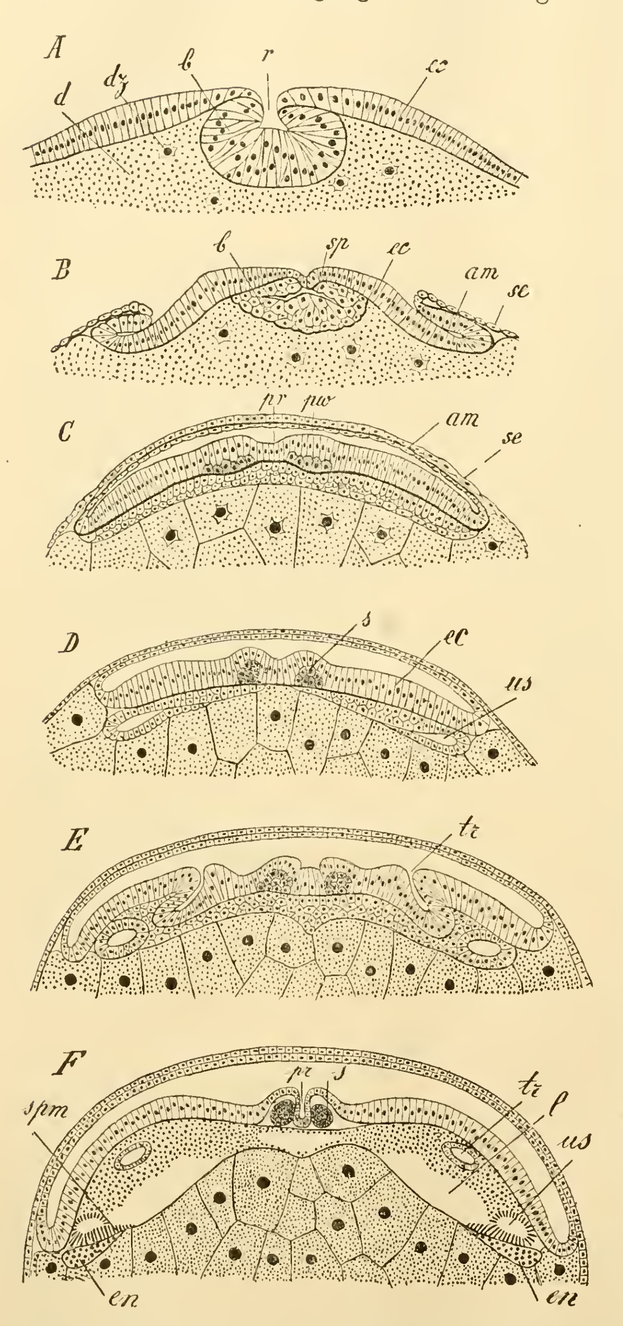


Fig. 271. Querschnitte durch den Keimstreif von Hydrophilus in 6 auf einander folgenden Stadien. (Nach HEIDER, aus LANG's Lehrbuch.)

A Bildung des unteren Blattes durch rinnenförmige Einstülpung, *B* Entstehung der Amnionfalten, *C* der zweischichtige Keimstreif vom Amnion vollständig überwachsen, Dotterfurchung, *D* Entstehung der Ursegmente, *E* Bildung der Tracheen, *F* Entstehung der definitiven Leibeshöhle. Man sieht die beiden Entodermstreifen.

am Amnion, *b* unteres Blatt, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *l* definitive Leibeshöhle, *pr* Neuralrinne, *pw* Primitivwülste der Bauchganglienkette, *r* Blastoporus, *sp* Spalte im Mesoderm, *se* Serosa, *s* Seitenstränge der Anlage der Bauchganglienkette, *spm* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *tr* Tracheenanlage, *us* Ursegment.

nommen, bei denen die Hauptmasse des unteren Blattes von der oben erwähnten Rinne aus gebildet wird. Auch hier sollen einzelne Zellen von den lateralen Partien des Keimstreifs aus in die Tiefe wandern und später zu Mesodermzellen werden. Andere Zellen, welche in gleicher Weise in die Tiefe rücken, zeigen frühzeitig Degenerationserscheinungen und werden von HEYMONS als Paracyten bezeichnet.

Nach vollzogener Absonderung des unteren Blattes wird die oberflächliche Schicht des Keimstreifs nunmehr als Ectoderm benannt.

Frühzeitig wird der Keimstreif der Insecten von den cuticularen Hüllen (Chorion) abgedrängt. Es entwickelt sich nämlich von seinen Rändern aus eine Blastodermfalte (Fig. 271 *B*), welche ihn schliesslich vollkommen überwächst (Fig. 271 *C*). Auf diese Weise kommen die als Amnion und Serosa bezeichneten embryonalen Hüllen des Insectenkeimstreifs zu Stande. Ihre Bildungsweise ist im Einzelnen eine ungemein verschiedenartige. Häufig wird hierbei der Keimstreif mehr oder weniger in den Dotter versenkt. Wir gehen auf diese Vorgänge hier nicht näher ein und verweisen diesbezüglich auf die Ausführungen des Speciellen Theiles, p. 767 u. ff.

Später entwickeln sich an den einzelnen Körpersegmenten die Extremitätenanlagen als höckerförmige Auswüchse des Keimstreifs. Es bildet sich das Stomodaeum in der Form einer nahe dem hinteren Rande des primären Kopfsegmentes auftretenden Ectodermeinstülpung, und in ähnlicher Weise entwickelt sich im Bereiche des Endsegmentes oder Telsons das Proctodaeum.

Von Wichtigkeit ist der von HEYMONS zunächst für Orthopteren und Dermapteren erbrachte Nachweis, dass frühzeitig am hintersten Keimstreifende (noch hinter der Gegend der Proctodaeumeinstülpung) eine Zellgruppe in die Tiefe versenkt wird, in welcher wir die Genitalanlage (Fig. 267 *A gz*) erblicken. Häufig vollzieht sich die Einwucherung dieser Zellgruppe unter vorübergehender Ausbildung eines Genitalgrübchens. Es scheint diese Art der Entstehung der Genitalanlage durch Einwucherung am hintersten Keimstreifende den Insecten allgemein zuzukommen.

Im Nahrungsdotter finden sich die bekannten Dotterzellen (*dz* in Fig. 271 *A* und *B*), welche entweder bei der superficiellen Furchung im Dotter zurückblieben oder aber während und nach erfolgter Blastodermbildung vom Blastoderm in den Dotter eingewandert sind. Wir kommen auf die verschiedenen Arten ihrer Entstehung noch später ausführlich zurück. Sie nehmen bei den pterygoten Insecten (mit Ausnahme der eben erwähnten Libelluliden) keinen Antheil an dem Aufbau des Embryos, sondern functioniren ausschliesslich als reine Vitellophagen. Nach erfolgter Dotterfurchung (vgl. Fig. 271 *C* bis *F*) vergrössern sich ihre chromatinreichen Kerne auffallend. Häufig ist amitotische Kernvermehrung zu beobachten. Später treten Degenerationserscheinungen ein und die Dotterzellen werden mitsammt dem Nahrungsdotter aufgelöst und resorbirt.

Wir müssen, um unserem eigentlichen Thema näher zu kommen, noch mit einigen Worten die Entwicklung des Mitteldarms der pterygoten Insecten schildern. Die früher mehrfach vertretene Ansicht, dass die Dotterzellen das Mitteldarmepithel liefern, kann

derzeit als ziemlich unwahrscheinlich und wohl von den meisten Embryologen aufgegeben bezeichnet werden. Es sprechen dagegen zunächst die eigenthümlichen Veränderungen an den Kernen der Dotterzellen, auf welche wir oben hingewiesen haben und durch welche sie sich von den typischen Embryonalzellen entfernen. Ferner spricht dagegen der Umstand, dass für die Entstehung des Mitteldarmepithels in allen genauer untersuchten Fällen eine andere Quelle nachgewiesen werden konnte in der Form bestimmter embryonaler Zellgruppen, welche nach der Entstehung des Stomodaeums und Proctodaeums an das Innenende dieser beiden Bildungen angeschlossen gefunden und als M i t t e l d a r m k e i m e bezeichnet werden. Das Mitteldarmepithel entwickelt sich sonach aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen, von denen die dem Innenende der Stomodaeumeinstülpung anhängende, als v o r d e r e r M i t t e l d a r m k e i m

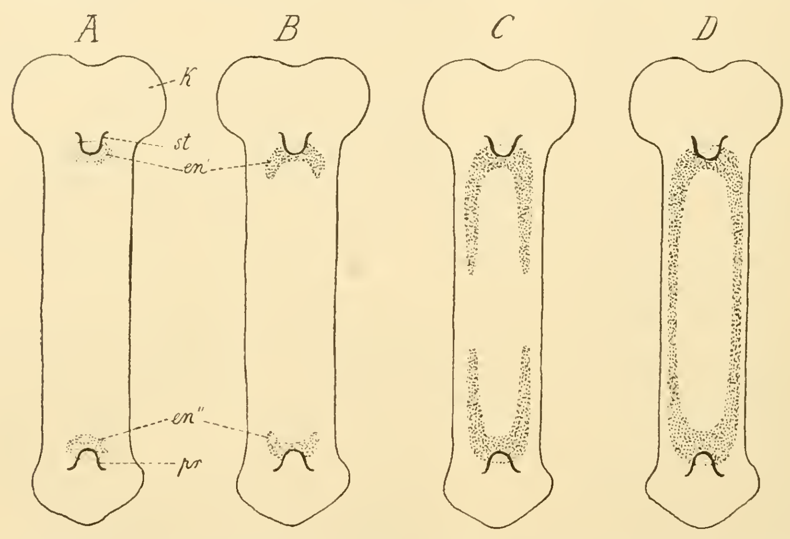


Fig. 272. Vier Schemata zur Darstellung des Anwachsens der Mitteldarmanlage der Insecten. Der äussere Umriss der Figuren stellt die Umgrenzung des Keimstreifs dar. Die Stomodaeumeinstülpung *st* und die Proctodaeumanlage *pr* berühren mit ihren blinden Enden die getüpfelt gehaltenen Mitteldarmkeime.

en' vorderer Mitteldarmkeim, *en''* hinterer Mitteldarmkeim, *k* Kopflappen, *pr* Proctodaeum, *st* Stomodaeum.

(Fig. 272 *en'*), die dem Proctodaeum angeschlossene, als h i n t e r e r M i t t e l d a r m k e i m (Fig. 272 *en''*) bezeichnet werden. Diese beiden Mitteldarmkeime stellen anfänglich je eine kleine Zelllamelle dar (Fig. 272 *A*), welche der Oberfläche des Nahrungsdotters angeschmiegt ist. Sie haben daher zunächst eine Scheibenform oder in manchen Fällen Uhrglasform. Bald aber werden die beiden Anlagen hufeisenförmig (Fig. 272 *B*), indem der vordere Mitteldarmkeim nach hinten in zwei Zipfel auswächst, während der hintere Mitteldarmkeim zwei entsprechende laterale Zipfel nach vorn entsendet. Die Zipfel des vorderen und hinteren Mitteldarmkeimes verlängern sich (Fig. 272 *C*), sie wachsen einander entgegen, indem sie sich zwischen die Mesodermschicht des Keimstreifs und die Dotteroberfläche ein-

schieben. Schliesslich berühren die Zipfel der vorderen Mitteldarmanlage die Enden der ihnen entgegengewachsenen Zipfel der hinteren Anlage und verschmelzen mit ihnen (Fig. 272 *D*). Man kann in diesem Stadium die Mitteldarmanlage beschreiben als bestehend aus zwei lateral in der Tiefe nach der ganzen Länge des Keimstreifs verlaufenden Entodermstreifen (Fig. 271 *F en*), welche vorn in der Gegend des Stomodaeums und hinten beim Proctodaeum ineinander übergehen.

Es wurde auf diese Weise dem Keimstreif eine neue entodermale Schicht hinzugefügt. Während man in früheren Stadien an Querschnitten durch die mittlere Partie eines Insectenkeimstreifs nur zwei Körperschichten erkennt (Fig. 271 *C* und *D*), nämlich die Ectodermschicht und das darunter liegende Mesoderm (in welchem sich bald die Ursegmentsäckchen ausbilden), finden wir jetzt unter dem Mesoderm eine dritte Schicht, welche durch die Querschnitte der beiden lateralwärts gelegenen Mitteldarmstreifen repräsentirt ist (Fig. 271 *F en*). Letztere grenzen an den nun bereits durchgefurchten Nahrungsdotter an.

Die beiden Mitteldarmstreifen sind Anfangs ziemlich schmal. Sie wachsen aber später immer mehr in die Breite und breiten sich an der Oberfläche des Nahrungsdotters aus. Ueberhaupt macht sich ja nun ein Breitenwachsthum des Keimstreifs geltend, welcher den Nahrungsdotter zu umwachsen beginnt, wodurch die Rückenpartien des Embryos zum Abschluss kommen. Hand in Hand hiermit geht ein Breitenwachsthum der beiden Mitteldarmstreifen, welche sich schliesslich in der ventralen Mittellinie, später in der dorsalen Mittellinie erreichen und mit einander verschmelzen. Der Nahrungsdotter wird auf diese Weise von der Schicht der Mitteldarmanlage völlig umhüllt. Die Zellen der Mitteldarmkeime wandeln sich in Epithelzellen um. Die Muscularis des Darmes wird von angelagerten Mesodermzellen geliefert.

Die Frage nach der ersten Entstehung der Mitteldarmkeime ist bis in die neueste Zeit noch gewissen Controversen unterworfen. Eine Zeit lang wurde von vielen Forschern die Ansicht vertreten, dass die beiden Mitteldarmkeime ursprünglich dem unteren Blatte zugehören, dass es sich um Zellgruppen handelt, welche vom vordersten und hintersten Ende des unteren Blattes sich abtrennen und bei der Entwicklung der Stomodaeum- und Proctodaeumeinstülpung diesen angeschlossen werden.

Diese Ansicht wurde zuerst von Grassi (1884) für Apis eingehender begründet, ebenso von Kowalevsky (1886) für die Musciden und von Heider (1885, 1889) für Hydrophilus. Ihr haben sich Wheeler (1889, 1893), Nusbaum (1886, 1888) u. A. angeschlossen. Danach konnte man das untere Blatt als die gemeinsame Anlage von Mesoderm und Entoderm ansehen. Die oben erwähnte Rinne, welche zur Bildung des unteren Blattes führt, konnte dann als Andeutung einer Gastrulation, als ein langgestreckter Blastoporus betrachtet werden.

Demgegenüber vertritt Heymons eine Ansicht, die auch schon vor ihm verschiedentlich angedeutet worden war und die in neuerer Zeit ziemliche Beachtung gefunden hat. Nach Heymons sollen die Mitteldarmkeime von den proximalen Enden des Stomodaeums resp. Proctodaeums durch einen Zellwucherungsprocess hervorsprossen. Sie wären sonach ectodermalen Ursprungs. Dann kann die oben erwähnte, frühzeitig auftretende und bei vielen Insecten ungemein auffällige

Rinnenbildung nicht als Blastoporus betrachtet werden. Sie hat ja nur noch Beziehungen zur Mesodermbildung, und Heymons meint, dass ihr Vorhandensein aus mechanischen Ursachen zu erklären sei, ohne dass man ihr weiter eine besondere morphologische Deutung zuzuschreiben hätte. Diese Deductionen von Heymons sind vielleicht an sich etwas anfechtbar. Es muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Möglichkeit einer mechanischen Deutung irgend eines Entwicklungsvorganges eine etwaige morphologische Deutung desselben Processes nicht ausschliesst. In letzter Linie werden sich ja wohl alle Entwicklungsprocesse vermuthlich irgendwie mechanisch erklären lassen. Die causal-mechanische Erklärung eines Entwicklungsphänomens und seine morphologische oder phylogenetische Deutung sind zwei Dinge, die sich nicht irgendwie ausschliessen oder mit einander concurriren. Aber auch, wenn es sich bestätigen sollte, dass die erwähnte rinnenförmige Einsenkung bei den Insecten ausschliesslich Mesoderm liefert, so wäre hiermit die Deutung dieser Bildung als Blastoporus nicht absolut ausgeschlossen. Man hat ja in ähnlicher Weise den Primitivstreifen des Vogelembryos vielfach als Blastoporusrest in Anspruch genommen, obgleich diese Bildung, soviel bekannt ist, bei diesen Formen nichts mit der Entodermbildung zu thun hat. Wir kommen auf diese Dinge noch später zurück. Für Heymons ist das Entoderm der pterygoten Insecten nur in den Dotterzellen gegeben, welche, wie erwähnt, zu Grunde gehen, ohne an dem Aufbau des Embryos Antheil zu nehmen. Das Entoderm der Insecten wäre sonach nur in der Form einer abortiven Anlage vorhanden. Dementsprechend erblickt Heymons die Gastrulation der Insecten in jenen anfänglichen Processen, welche zur Entstehung der Dotterzellen führen und welche in den meisten Fällen ziemlich gleichzeitig mit der Blastodermbildung ablaufen.

Heymons wurde zu seiner Ansicht (1895) zunächst durch Beobachtungen an Forficula und Orthopteren (Periplaneta, Phyllodromia, Ectobia, Gryllus, Gryllotalpa) geführt. Bei allen diesen Formen verläuft die Entstehung der Mitteldarmanlagen im Wesentlichen in übereinstimmender Weise. Sie wurde am Eingehendsten für Forficula geschildert. Diese Processe setzen nach Heymons natürlich erst nach der Entwicklung der Stomodaeum- und Proctodaeumeinstülpung ein. Die Vorgänge der Entstehung des unteren Blattes, welche von Heymons als Mesodermbildung bezeichnet werden, fallen in die frühesten Zeiten der Ausbildung des Keimstreifs und verlaufen bei den genannten Formen in etwas verschiedener Weise. Während bei Forficula eine recht deutliche mediane Rinne zur Entwicklung kommt, welche auch bei Periplaneta und Gryllus zu beobachten ist, wurde eine solche Rinne bei Phyllodromia und Gryllotalpa vollkommen vermisst. Bei diesen Formen fand Heymons ausschliesslich eine Einwanderung isolirter Zellen, welche hauptsächlich in den Seitentheilen des Keimstreifs von der oberflächlichen Zellenlage sich ablösen. Diese Angaben wurden später von Nusbaum und Fuliński für Phyllodromia (1906) und Gryllotalpa (1909) bestätigt. Auch bei Eutermes, wo die Embryonalanlage Anfangs die Gestalt einer rundlichen Keimscheibe besitzt, entsteht das untere Blatt nach Knower durch diffuse Zelleinwanderung im Bereiche dieser Scheibe. Aehnlich hatte auch bereits Korotneff die Entstehung des Mesoderms (Myoblastzellen) bei Gryllotalpa geschildert. Es muss

aber erwähnt werden, dass CHOLODKOWSKY (1891) bei Phyllodromia eine median verlaufende Primitivrinne beobachtet hat. Auch KOROTNEFF giebt an, dass bei Gryllotalpa eine „Art von Primitivrinne" vorkomme. Danach möchte es scheinen, dass hier keine wesentlich differenten Typen der Bildung des unteren Blattes vorliegen. Während es bei den meisten Orthopteren, wie bei den Insecten überhaupt durch Einwucherung oder Einstülpung von Seiten einer medianen Rinne ausgebildet wird, wozu sich vielleicht noch bei manchen Formen

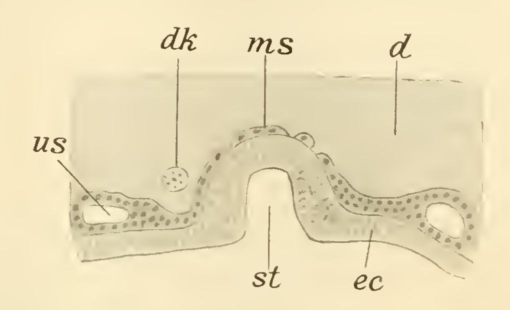


Fig. 273. Querschnitt durch einen jugendlichen Keimstreif von Forficula im Horizonte der Stomodaeumanlage (*st*) und der Antennensomite (*us*). (Nach HEYMONS.)
d Dotter, *dk* Dotterkern, *ec* Ectoderm, *ms* Mesoderm, *st* Stomodaeumeinstülpung, *us* Ursegmente des Antennensegments

die Einwanderung einzelner Zellen an den Seiten des Keimstreifs gesellt, scheint der Process bei Phyllodromia und Gryllotalpa mehr diffus abzulaufen und eine Primitivrinne, wenn überhaupt vorhanden, geringere Bedeutung zu besitzen. Wir werden an das Verhältnis erinnert, das bei den Cölenteraten zwischen multipolarer und polarer Entodermbildung besteht, Processe, welche, wie wir oben ausgeführt haben, sich doch auch auf einen einheitlichen Typus zurückführen lassen müssen. Im Allgemeinen ist bei Orthopteren das Vorkommen einer medianen Rinne weit verbreitet. Sie wurde von

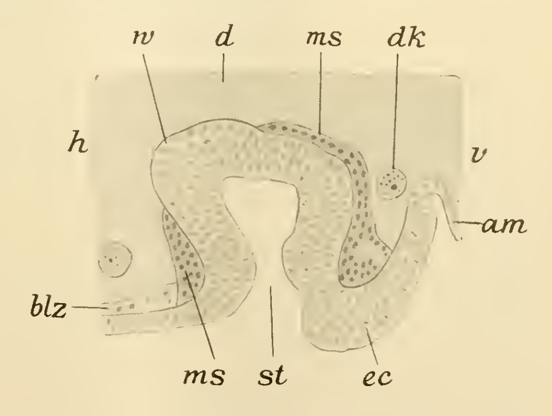


Fig. 274. Paramedianschnitt durch die Stomodaeumanlage eines Keimstreifs von Forficula. Etwas lateral von der Medianebene. Bei *w* ist die Wand des Stomodaeums (*st*) verdickt und nicht mehr von Mesoderm bedeckt (Nach HEYMONS.)
am Amnion, *blz* Blutzellen, *d* Dotter, *dk* Dotterkern, *ec* Ectoderm, *h* hinten, *ms* Mesoderm, *st* Stomodaeum, *v* vorn, *w* wulstförmige Verdickung der Stomodäalwand.

GRABER bei Stenobothrus, einem Acrididen, von WHEELER bei Xiphidium, einem Locustiden, von AYERS bei Oecanthus, einer Grille, von VIALLANES bei Mantis und so noch verschiedentlich von Anderen bei anderen Formen beobachtet.

Wenn sich bei Forficula die Anlage des Stomodaeums als ectodermale Einstülpung (*st* in Fig. 273) ausbildet, so stülpt sie die ihr innen anliegende Mesodermschicht (*ms*) vor sich her. Wenn dann die Einstülpung tiefer wird (Fig. 274), so wird diese Mesodermschicht

an dem inneren oder proximalen Ende der Einstülpung entsprechend der inneren Kuppe der Stomodaeumanlage gedehnt und bald völlig zerrissen. Die innere Fläche der Stomodaeumeinstülpung (*st*) grenzt dann an den Nahrungsdotter (*d*). Dieses Zurückweichen der Mesodermschicht macht sich vor Allem an der nach hinten gerichteten Partie des proximalen Endes der Stomodaeumeinstülpung geltend, und dort bildet sich durch Wucherung der Zellen der Stomodaeumwand ein Wulst (*w*) aus, in welchem Heymons die erste Anlage des vorderen Mitteldarmkeimes erblickt. Wenn dann die Stomodaeumeinstülpung immer tiefer wird und der Keimstreif sich mehr und mehr vom Nahrungsdotter abhebt, durch welche Abhebung die Anlage der definitiven Leibeshöhle der Insecten (Epineuralsinus nach Heymons) gebildet wird, so beginnt die erwähnte Zellwucherung sich an der Oberfläche des Dotters auszubreiten (Fig. 275 *en*). Es geht dann der

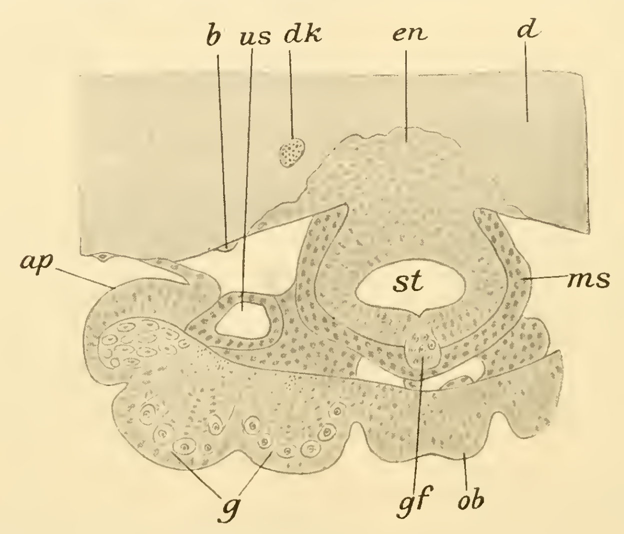


Fig. 275. Querschnitt durch den Kopfabschnitt eines Keimstreifs von Forficula. Der Endabschnitt des Stomodaeums (*st*) wurde quer durchschnitten. (Nach Heymons.) *ap* Augenplatte, *b* Blutzelle, *d* Dotter, *dk* Dotterkern, *en* vorderer Mitteldarmkeim, *g* Gehirnanlage, *gf* Ganglion frontale, *ms* Mesoderm, *ob* Oberlippe, *st* Stomodaeum, *us* Ursegment des Antennensegments.

vordere Mitteldarmkeim in die Gestalt einer dem Nahrungsdotter anliegenden Zellenlamelle (*en* in Fig. 276) über. Gleichzeitig verdünnt sich die proximale Wand des Stomodaeums überhaupt immer mehr. Sie wird zu der, oft kuppelförmig vorgewölbten, epithelialen Grenzlamelle, welche schliesslich zerreisst und verschwindet. Auf diese Weise wird das Lumen des Stomodaeums mit jenem Raume, der von Nahrungsdotter erfüllt ist und später zum Lumen des Mitteldarms wird, in Verbindung gesetzt.

Die weiteren Umbildungen des Mitteldarmkeimes, der sich immer mehr an der Oberfläche des Dotters ausbreitet und nach seiner erfolgten Vereinigung mit dem hinteren Mitteldarmkeime mit diesem den Dotter vollkommen umwächst, vollziehen sich bei Forficula im Wesentlichen in der gleichen Weise, wie wir dies früher im Allgemeinen geschildert haben.

Die erste Entstehung des hinteren Mitteldarmkeimes vollzieht sich nach Heymons bei Forficula und den von ihm untersuchten Orthopteren in ganz ähnlicher Weise, wie dies für die vordere Mitteldarmanlage dargestellt wurde. Auch hier bildet sich am inneren, proximalen, dem Nahrungsdotter anliegenden Ende der Proctodaeumeinstülpung eine Zellwucherung aus, welche sich an der Nahrungsdotteroberfläche ausbreitet und zum hinteren Mitteldarmkeime (*en* in Fig. 277) wird. Auch hier entsteht an der inneren Kuppel des Proctodaeums durch Verdünnung seiner Wand eine epitheliale Grenzlamelle (*g* in Fig. 277), welche schliesslich durchbricht. Auf diese Weise ist dann, wenn wir von der den Mitteldarm zunächst noch erfüllenden Nahrungsdottermasse absehen, eigentlich der ganze Darmcanal durchgängig geworden.

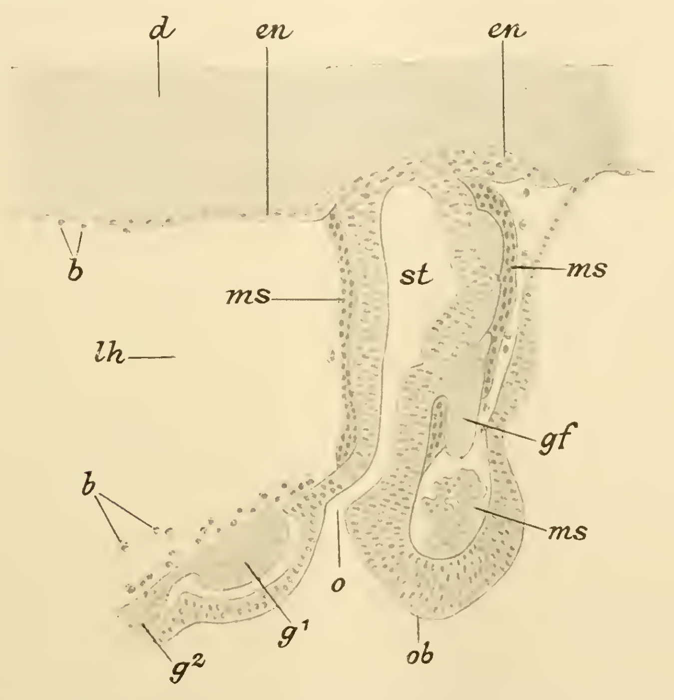


Fig. 276. Sagittalschnitt durch die Stomodaeumanlage von Forficula in einem späteren Stadium. (Nach Heymons.)
b Blutzellen, *d* Dotter, *en* vorderer Mitteldarmkeim, g^1 Ganglion des Mandibelsegments, g^2 Ganglion des ersten Maxillarsegments, *gf* Ganglion frontale, *lh* definitive Leibeshöhle, *ms* Mesoderm, o Mund, *ob* Oberlippe, *st* Stomodaeum.

Heymons hat ferner durch gewisse allgemeine Erörterungen seine Angaben zu stützen gesucht. Er unterzieht die Mittheilungen seiner Vorgänger einer kritischen Betrachtung und kommt zu dem Schlusse, dass „die Annahme einer Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatte . . . in Wirklichkeit denn doch nur auf schwankenden und unsicheren Beobachtungen beruht“. Einer solchen Abschätzung von Angaben wohnt nicht selten ein etwas subjectiver Zug inne. Heymons sah sich zu dem Schlusse geführt, dass der Keimblätterlehre bei der Feststellung der Homologien eine zu grosse Bedeutung beigemessen

worden sei. „Zweifelsohne ist längere Zeit hindurch die Bedeutung der Ontogenie weit überschätzt worden“. Auf die allgemeine und principielle Frage, ob bei der Feststellung der Homologien dem Zeugnisse der vergleichenden Anatomie ein höherer Werth beizumessen sei, als den Thatsachen der Embryologie, wollen wir hier nicht näher eingehen. Nach unserer Ansicht lässt sich diese Frage nicht generell entscheiden. Diesbezüglich haben die Ausführungen von HATSCHEK (Lehrb. d. Zoologie, 1888, p. 19 u. ff.) klärend gewirkt. Nach ihm ist „die Methode der vergleichenden Ontogenie eine Erweiterung der vergleichend anatomischen Methode (Feststellung von Homologie und Analogie) durch Anwendung derselben auf Formenreihen“. Die Endstadien des Entwicklungsprocesses, die ausgebildeten Zustände der Lebewesen, welche den Gegenstand der vergleichenden Anatomie bilden, sind, streng genommen, ontogenetische Stadien, wie jedes andere [1]). Es ist a priori nicht einzusehen, warum man diesen Stadien bei der Feststellung der Homologien einen grösseren Werth beimessen sollte, als irgend einem anderen ontogenetischen Stadium. Es ist nicht begründet, einen künstlichen Gegensatz zwischen vergleichender Anatomie und vergleichender Embryologie zu schaffen, der in Wirklichkeit in keiner Weise existirt. Wir werden zwei Organe dann für homolog erklären, wenn ihre Verhältnisse des Baues und der allgemeinen Lagebeziehungen übereinstimmende sind, und wenn — allgemein gesprochen — ihre Umbildungsformen übereinstimmen. Es müssen sonach Uebereinstimmungen bezüglich ihres Ursprunges, ihres Baues und ihres späteren Schicksals festzustellen sein. Wenn — wie es häufig vorkommt — die Uebereinstimmung bezüglich zweier Formenreihen, die wir mit einander zu vergleichen haben, keine vollständige ist, so kann entweder der Fall vorliegen, dass die Anfangsstadien verschiedene sind und dass bezüglich der Endstadien Uebereinstimmung herrscht, oder es können aus ursprünglich übereinstimmenden Anfangsstadien schliesslich Endproducte verschiedener Art hervorgehen. Die

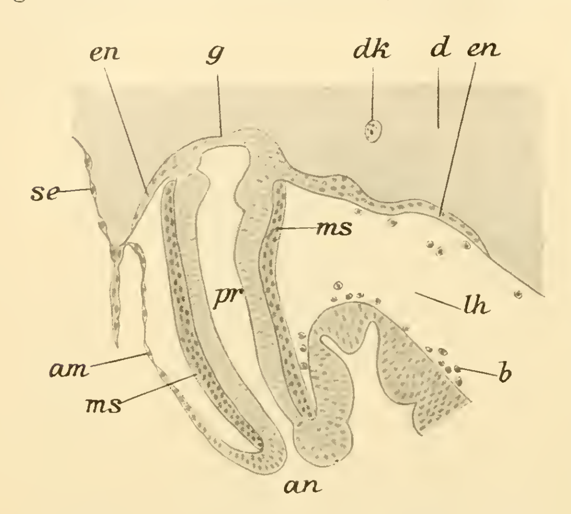


Fig. 277. Sagittalschnitt durch das Proctodaeum eines späteren Embryos von Forficula. (Nach HEYMONS.) *am* Amnion, *an* After, *b* Blutzellen, *d* Dotter, *dk* Dotterkern, *en* hinterer Mitteldarmkeim, *g* Grenzlamelle, *lh* definitive Leibeshöhle, *ms* Mesoderm, *pr* Proctodaeum, *se* Serosa. Vgl. Fig. 265, p. 379.

1) Sehr gut drückt C. RABL das Verhältniss aus, indem er sagt: „dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte nichts anderes ist, als die vergleichende Anatomie der Embryonen in correspondirenden Lebensaltern, und dass ihr daher für die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen ganz dasselbe Recht zusteht, wie der Anatomie“. C. RABL, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879. p. 613.

ersten Stadien der Ontogenie können ebensogut secundär abgeändert sein, wie die späteren Stadien der Entwicklungsreihe. In diesen Fällen wird es sich darum handeln, ob sich die vorhandenen Differenzen in irgend einer Weise überbrücken lassen. Es wird einer speciellen Ueberlegung der besonderen Verhältnisse des vorliegenden Falles anheimzustellen sein, zu eruiren, ob sich die vorhandenen Uebereinstimmungen zweier sich nicht vollkommen deckender Formenreihen auf Homologie oder auf blosse Analogie zurückführen lassen, wobei der ganze Complex von Merkmalen secundärer Natur einer eingehenden Bewerthung zu unterziehen sein wird.

Was HEYMONS nicht zu entkräften vermochte, war der Eindruck, dass die von ihm geschilderte Art der Entstehung des Mitteldarms bei den Insecten ganz aus dem Rahmen Alles dessen hinausfällt, was wir sonst bei den übrigen Arthropoden vor sich gehen sehen. Das von ihm als Beispiel herangezogene Verhalten jener Crustaceen, bei denen der Mitteldarm fast vollständig zur Bildung der Leberausstülpungen aufgebraucht wird, deckt sich im Einzelnen zu wenig mit den von ihm geschilderten Vorgängen bei den Insecten, als dass es anders denn als entfernte Analogie herangezogen werden könnte. Es sei hier nur auf die Bedeutung der Primitivrinne hingewiesen, die fast bei allen Insecten zu beobachten ist und zur Bildung des unteren Blattes führt. Es ist nach unserer Ansicht ein schwacher Punkt der HEYMONS'schen Ausführungen, dass er diese erste und characteristische Differenzirung der Keimstreifanlage der Insecten vernachlässigt und sie als Mesodermbildungsrinne bloss einfach mechanisch bedingt sein lässt. Wir kennen doch sonst keine rinnenförmige Bildungsweise der Mesodermstreifen bei Arthropoden. Es hätte unter Heranziehung der verwandten Gruppen der Versuch gemacht werden müssen, eingehender zu begründen, wie sich eine so eigenthümliche Bildungsweise des Mesoderms etwa ableiten lässt. Hierbei wird es vielleicht Manchem so vorkommen, als wenn sich dieser Rinne etwa doch noch eine andere Bedeutung zuschreiben liesse.

Die Angaben von HEYMONS bezüglich der ectodermalen Entstehung der Mitteldarmkeime bei Orthopteren und Dermapteren haben durch die späteren Untersuchungen von NUSBAUM und FULIŃSKI an Phyllodromia (1906) und Gryllotalpa (1909) keine Bestätigung erfahren. Bei einer Betrachtung der Bilder, welche HEYMONS giebt, z. B. der Taf. V seiner Arbeit, welche sich auf Forficula bezieht, muss es auffallen, dass die erste Entwicklung der Mitteldarmkeime in verhältnissmässig späten Stadien der Embryogenese stattfindet, zu einer Zeit, in welcher die übrigen Organanlagen schon längst gebildet und zum Theil weiter differenzirt sind. Diese Bemerkung bezieht sich übrigens auf die Angaben aller Autoren, welche mit HEYMONS die Mitteldarmkeime vom Ectoderm ableiten. Auffallend ist dies Verhalten deshalb, weil bei den meisten Thieren die Mitteldarmanlage ungemein frühzeitig zur Sonderung gelangt. NUSBAUM und FULIŃSKI konnten bei Phyllodromia und Gryllotalpa die Mitteldarmkeime als gesonderte Bildungen des Keimstreifs in beträchtlich früheren Stadien unterscheiden, zu einer Zeit, wo die Anlage von Stomodaeum und Proctodaeum eben erst im Begriffe ist, sich herauszubilden. Sie gehören — allgemein gesprochen — dem unteren Blatte an. Die innigen Beziehungen, welche HEYMONS zwischen der Stomodaeum- und Proctodaeumanlage und den Mitteldarmkeimen

fand, sind auf später eintretende Verwachsungen zurückzuführen. Es ist zu beachten, dass die Stellen der Entstehung der Mitteldarmkeime mit den Bildungsstätten der genannten Einstülpungen räumlich nicht völlig zusammenfallen. Die Einwucherungsstelle des vorderen Mitteldarmkeimes liegt etwas hinter dem Punkte, an welchem sich die Stomodaeumeinstülpung ausbildet, während der hintere Mitteldarmkeim etwas vor der Proctodaeumanlage etablirt ist.

Nusbaum und Fuliński schildern für Phyllodromia (1906) die Verhältnisse in folgender Weise: In früheren Stadien der Keimstreifbildung, wenn am Keimstreif noch keine Extremitätenanlagen zu erkennen sind und die Amnionhöhle noch nicht verschlossen ist, findet sich ungefähr in der Gegend, wo später das Stomodaeum gebildet wird, eine kleine Vorwölbung, in deren Bereich durch lebhafte Zellwucherung nach innen der vordere Mitteldarmkeim gebildet wird. Diese Vorwölbung ist vorn und hinten durch eine Querfurche abgegrenzt, seitlich wird sie von den Amnionfalten begrenzt.

In den übrigen Partien des Keimstreifs desselben Stadiums ist die Bildung des unteren Blattes noch im Gange. Es ist zwar schon eine untere Zellschicht des Keimstreifs vorhanden, aber sie wird durch weitere einwuchernde Zellen verstärkt. Diese Zelleinwucherung findet im ganzen Bereiche des Keimstreifs statt, sowohl in den medianen als auch in den lateralen Partien. Es findet sich in dieser Region, also hinter der oben erwähnten Vorwölbung, eine mediane Rinne des Keimstreifs, welche von Nusbaum und Fuliński als Nervenrinne gedeutet wird. Jene Zellen des unteren Blattes, welche von den seitlichen Partien des Keimstreifs einwuchern, bilden das Mesoderm. Dagegen liefern jene Zellen, welche in der Medianlinie, also im Bereich der erwähnten Rinne einwuchern, einen besonderen Zellstrang, dessen Zellen sich bald durch ihren eigenartigen histologischen Character auszeichnen. Dieser nach der ganzen Länge des Keimstreifs im unteren Blatte verlaufende eigenthümliche Zellstrang ist schon seit Langem bekannt. Er wurde von Nusbaum seiner Zeit als „Chordastrang“ bezeichnet. Heymons hat diesen Strang sowohl bei Forficula als auch bei Orthopteren beobachtet und bezeichnet die betreffenden Zellen als Blutzellen. Nach Nusbaum und Fuliński liefert er aber bei Phyllodromia nicht bloss Blutzellen, sondern seine Elemente betheiligen sich auch an der Bildung des Mitteldarmepithels. Wir wollen ihn einfach als Mittelstrang oder Medianstrang des unteren Blattes bezeichnen.

Das untere Blatt des Keimstreifs von Phyllodromia gliedert sich sonach schon frühzeitig in drei Partien: in die beiden seitlichen Mesodermstreifen und in den Mittelstrang.

Eine ganz ähnliche Gliederung erfährt nun auch jene Zellmasse, welche durch Einwucherung im Bereiche der oben erwähnten Vorwölbung entstanden ist. Die lateralen Zellen werden zu Mesoderm, während eine grössere centrale Zellmasse den vorderen Mitteldarmkeim liefert. Es sei schon jetzt erwähnt, dass aus der genannten Zellmasse nicht bloss der vordere Mitteldarmkeim hervorgeht. Es bilden sich aus ihr ausserdem noch die beiden sogenannten „Suböso-phagealkörper“, paarige Zellansammlungen, welche zum Theil Blutzellen liefern, zum Theil zur Bildung des Mitteldarmepithels beitragen und schliesslich zu Grunde gehen.

Die beiden Querfurchen, welche die erwähnte Vorwölbung begrenzen, verschwinden sehr bald. Das Stomodaeum bildet sich als Ectodermeinstülpung an jener Stelle, an welcher die vordere der beiden erwähnten Querfurchen gelegen (Fig. 278) war. Wenn sich

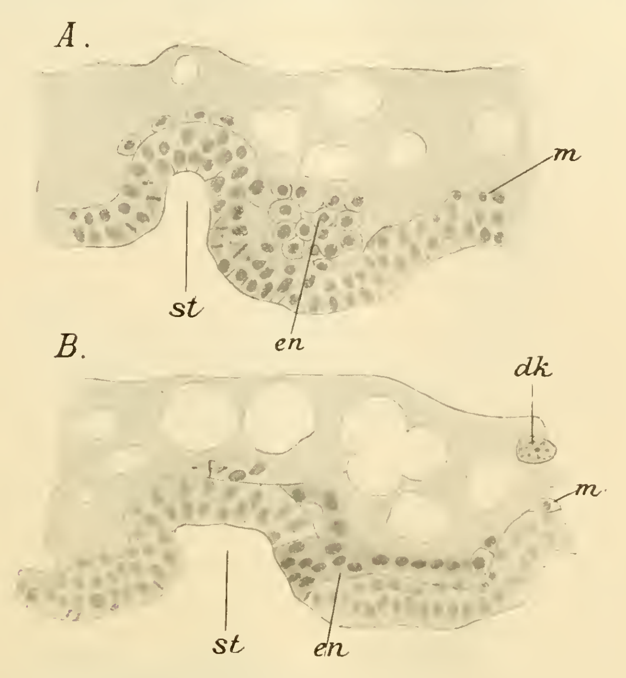


Fig. 278. Sagittalschnitte durch die Stomodaeumanlage eines sehr jungen Phyllodromia-Embryos. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)

A mehr lateral, *B* mehr medial. *dk* Dotterkern, *en* vorderer Mitteldarmkeim, *m* Mesodermzellen, *st* Stomodaeum.

die Stomodaeumanlage ausbildet, ist die Zelleinwucherung (*en* in Fig. 278), welche zur Bildung des vorderen Mitteldarmkeimes führt, noch im Gange. So kommt es, dass derselbe kurze Zeit noch im Zusammenhang steht mit jener Umbiegungsstelle, an welcher die hintere Wand der Stomodaeumeinstülpung in das übrige Ectoderm des Keimstreifs übergeht (Fig. 279).

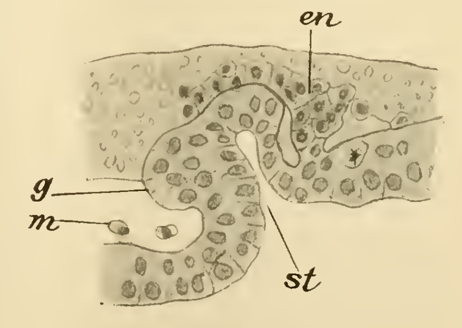


Fig. 279. Sagittalschnitt durch das Stomodaeum eines etwas älteren Phyllodromia-Embryos als in Fig. 278. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)

en vorderer Mitteldarmkeim, *g* Ganglion frontale, *m* Mesodermzellen, *st* Stomodaeum.

Ein Theil dieser einwuchernden Zellmasse legt sich der proximalen Stomodaeumwand dicht an, mit welcher er in späteren Zeiten innig verwächst. Dies ist der vordere Mitteldarmkeim. Ein anderer

Theil zerfällt sehr bald in zwei hinter dem Stomodaeum gelegene Zellhäufchen, welche die sogenannten Subösophagealkörper darstellen.

Eine Serie von Querschnitten durch ein etwas älteres Stadium dient zur Erläuterung dieser Verhältnisse. Fig. 280 *A* hat die hintere Wand des Stomodaeums (*st*) getroffen. Man erkennt darüber den vorderen Mitteldarmkeim (*en*), welcher seitlich mit dem Mesoderm (*m*) zusammenhängt. Die Grenze zwischen Stomodäalwand und Mitteldarmkeim ist eine vollkommen scharfe. Fig. 280 *B* ist etwas weiter hinten und giebt im Wesentlichen das gleiche Bild. In Fig. 281 *A* ist (noch weiter hinten) das Stomodaeum nicht mehr

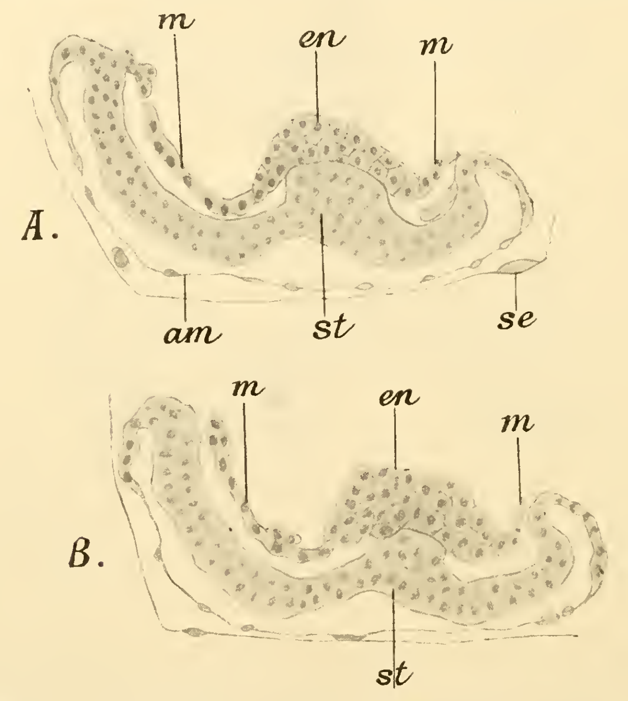


Fig. 280. Zwei Querschnitte durch die Stomodaeumanlage eines älteren Phyllodromia-Embryos. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)
am Amnion, *en* vorderer Mitteldarmkeim, *m* Mesoderm, *se* Serosa, *st* Stomodaeum.

getroffen, an der Stelle des Mitteldarmkeimes sind die beiden Subösophagealkörper (*en*) zu sehen. An Schnitten, die noch weiter hinten folgen (Fig. 281 *B*), finden wir eine Vertheilung des unteren Blattes, die mit der der vorderen Schnitte im Wesentlichen ganz übereinstimmt. Wir erkennen lateralwärts die beiden Mesodermstreifen (*m*), in der Mitte den Medianstrang (*en*) des unteren Blattes.

Wenn später die Stomodaeumeinstülpung (*st* in Fig. 282) tiefer wird, so breitet sich der vordere Mitteldarmkeim (*en*) als flache Epithellamelle an der Dotteroberfläche aus. Gleichzeitig vollziehen sich gewisse Veränderungen in der proximalen Wand des Stomodaeums, welche sich nun zur Bildung der sogenannten Grenzlamelle zu verdünnen anfängt. Sie wird an den Mitteldarmkeim und an die Dotteroberfläche angedrückt. Hierbei ordnen sich die Zellkerne, scheinbar

diesem Drucke folgend, derart, dass nun ihre Längsaxen zur Richtung der Dotteroberfläche parallel gestellt erscheinen, und es wird eine kleine zungenförmige Verlängerung der Stomodäalwand (*l*) nach hinten vorgedrängt. Diese, dem Stomodaeum angehörige, ectodermale Lamelle, welche bald wieder verschwindet, haben Heymons u. A. als erste Anlage des vorderen Mitteldarmkeimes gedeutet (vgl. auch Fig. 283).

Nusbaum und Fuliński schildern ferner an Schnitten durch spätere Stadien, wie die Epithellamelle des Mitteldarmkeimes immer inniger mit dem Stomodaeum verwächst, wie die epitheliale Grenzlamelle des letzteren dünner wird und sich kuppelartig vorwölbt, um schliesslich vollständig zu verschwinden, ganz im Sinne unserer oben gegebenen Schilderung.

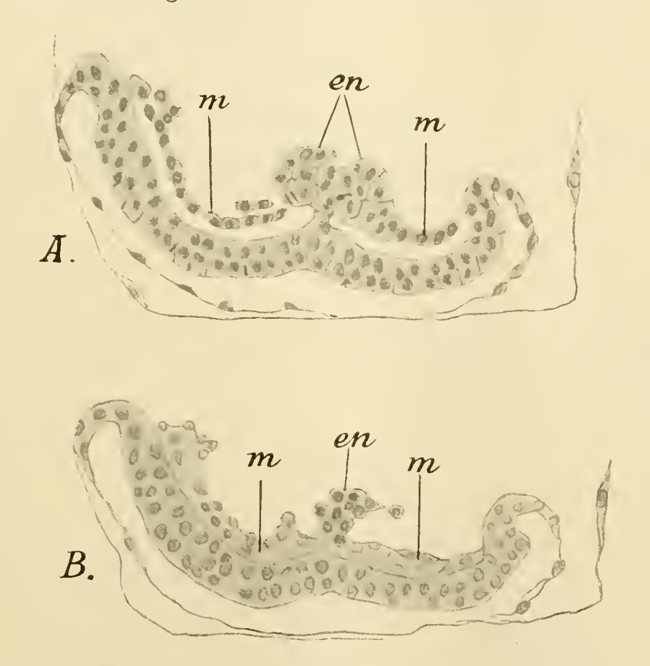


Fig. 281. Zwei Querschnitte durch denselben Keimstreifen von Phyllodromia wie Fig. 280, etwas hinter der Stomodaeumanlage. (Nach Nusbaum und Fuliński.)
A durch die beiden Subösophagealkörper (*en*), *B* weiter hinten durch den Medianstrang (*en*), *m* Mesoderm.

Für den hinteren Mitteldarmkeim und dessen Beziehungen zur Proctodaeumeinstülpung liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, wie für die vordere Anlage. Auch hier isolirt sich frühzeitig im unteren Blatte eine Zellgruppe, welche als eine Verlängerung des Medianstranges nach hinten angesehen werden kann und welche den hinteren Mitteldarmkeim darstellt. Wie bei so vielen Insecten, so ist auch bei Phyllodromia das hintere Keimstreifende ventralwärts umgeschlagen. Diese Caudalkrümmung, wie sie Heymons bezeichnet hat, legt sich schon recht frühzeitig an, und zwar in der Form einer tiefen Einfaltung hinter der Heymons'schen Geschlechtsgrube (Fig. 284 *f*). An der hinteren Wand dieser Einfaltung erscheint die Proctodaeum-

einstülpung als eine nach hinten gerichtete Bucht (*pr*). Vor derselben findet eine energische Zellproliferation statt, welche den hinteren

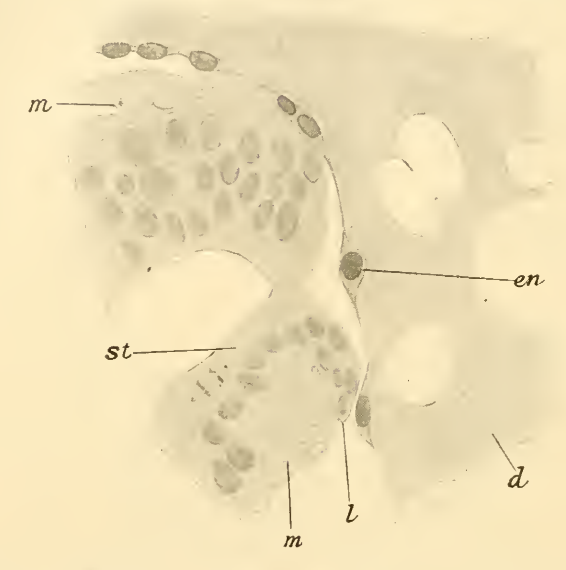


Fig. 282. Sagittalschnitt durch das blinde Ende des Stomodaeums eines Phyllodromia-Embryos. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)
en Entoderm = vorderer Mitteldarmkeim, *l* zungenförmige Lamelle, *m* Mesoderm, *st* Stomodaeum *d* Nahrungsdotter.

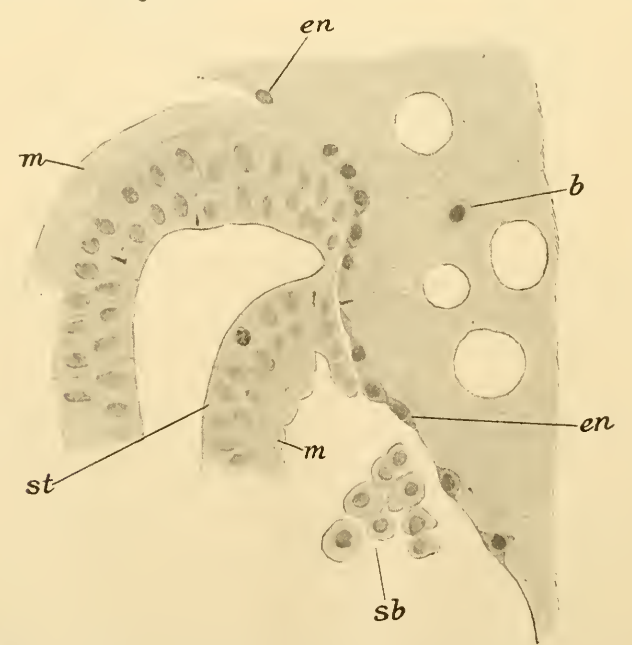


Fig. 283. Dasselbe Bild wie Fig. 282, aber von einem etwas älteren Embryo. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)
b Blutzellen, *en* Entoderm = vorderer Mitteldarmkeim, *m* Mesoderm, *sb* Subösophagealkörper, *st* Stomodaeum.

Mitteldarmkeim (*en*) und lateralwärts von diesem Mesoderm liefert. Die weiteren Umbildungen dieser Anlage entsprechen in allen wichtigeren Punkten den für die vordere Anlage gemachten Angaben vollständig.

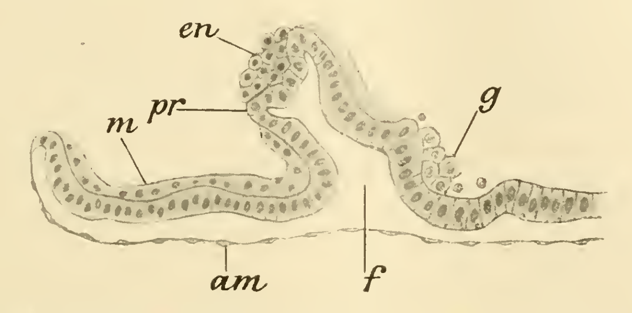


Fig. 284. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs von Phyllodromia. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.)
en hinterer Mitteldarmkeim, *f* Einfaltung zur Ausbildung der caudalen Einkrümmung des Hinterendes des Embryos, *g* Genitalzellen, *m* Mesoderm, *pr* Proctodaeum, *am* Amnion.

NUSBAUM und FULIŃSKI erläutern ihre Mittheilungen über Phyllodromia durch drei Schemen; von diesen zeigt Fig. 285 *A* das zwischen Stomodaeum (*st*) und Proctodaeum (*pr*) sich erstreckende undifferenzirte untere Blatt (*ub*). In Fig. 285 *B* haben sich aus letzterem die beiden Mesodermstreifen (*ms*) abgesondert und als mediane Anlage der Mittelstrang (*m*), welcher sich vorn und hinten in die beiden Mitteldarmkeime (en^1 u. en^2) fortsetzt. Fig. 285 *C* zeigt sodann das hufeisenförmige Auswachsen der Mitteldarmkeime (en^1 u. en^2) und die Absonderung der Subösophagealkörper (*cs*) vom vorderen Mitteldarmkeim.

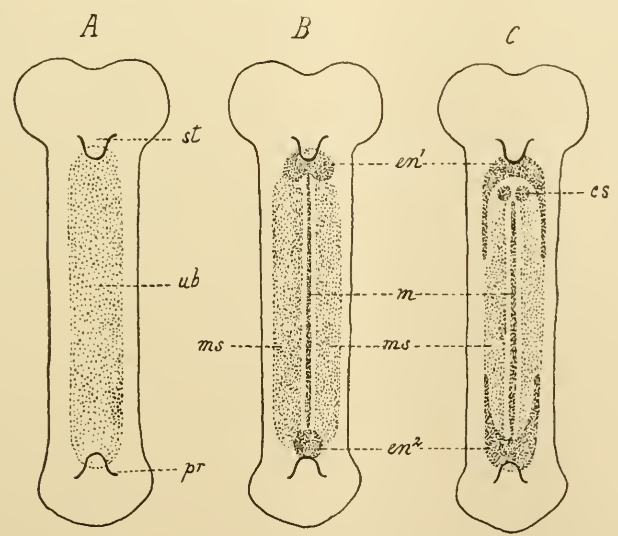


Fig. 285. Drei Schemen zur Darstellung der Differenzirungsvorgänge am unteren Blatte. (Nach NUSBAUM und FULIŃSKI.) Vgl. die Schemen Fig. 272 p. 388.
cs Subösophagealkörper, en^1 vorderer Mitteldarmkeim, en^2 hinterer Mitteldarmkeim, *m* Medianstrang, *ms* Mesodermstreifen *pr* Proctodaeum, *st* Stomodaeum, *ub* unteres Blatt.

Bei Gryllotalpa, deren Keimblätterbildung vor kurzem von Nusbaum und Fuliński (1900) eingehend geschildert wurde, liegen die Verhältnisse im Wesentlichen ganz gleich, wie für Phyllodromia. Die beiden Autoren resumiren ihre Ergebnisse an Gryllotalpa in folgenden Worten:

„An zwei Stellen des Keimstreifs, welche direct hinter der künftigen Stomodäaleinstülpung und direct vor der künftigen Proctodäaleinstülpung liegen, kommt es zu viel energischerer Bildung der Elemente des unteren Blattes, als in dem mittleren Theile des Keimstreifens. Und zwar differenzirt sich hier ein grösserer Zellhaufen, welcher, wie in dem mittleren Theile des Keimstreifens, an zwei paarigen, seitlichen Stellen und in der Medianlinie entsteht; während aber in der Mitte die Anhäufung etwas länger im Zusammenhange mit dem Blastoderm bleibt, lösen sich die seitlichen, grösseren Zellenanhäufungen, die mit dem medianen Theile übrigens innigst zusammenhängen, etwas früher vom Blastoderm ab. Erst nach der Differenzirung dieser Anhäufung erfolgt die Einstülpung des Stomo- und Proctodaeums, welche aber mit den Anlagen zusammengeklebt bleiben und bald innigst mit denselben verwachsen. Das untere Blatt oder das primäre Entoderm differenzirt sich also in das secundäre Entoderm oder die Mitteldarmepithelanlage und in das Mesoderm, welche alle eine ganz continuirliche Bildung darstellen, obwohl sie topographisch abgegrenzt sind.“

Wir haben über die Mittheilungen von Nusbaum und Fuliński für Phyllodromia etwas eingehender referirt, weil wir sie nach mancher Hinsicht für lehrreich halten. Sie eröffnen uns ein gewisses Verständnis dafür, auf welche Weise Heymons zu jener Auffassung geführt wurde, welche die genannten Autoren für irrthümlich halten. Es ist eine nicht unwesentliche Stütze einer Darstellung, wenn es dem Autor gelingt, in exacter Weise die Fehlerquellen seiner Vorgänger nachzuweisen.

Betrachtet man die Figuren 278 *A* u. *B* (p. 397) von Nusbaum und Fuliński, so könnte man vielleicht geneigt sein, sie im Sinne der Heymons'schen Anschauungen zu deuten. Hier befindet sich ja scheinbar der Stiel der einwuchernden Mitteldarmanlage (*en*) im Bereiche der hinteren Wand des Stomodaeums (*st*) oder doch wenigstens im Bereiche jener Umbiegungsstelle, an welcher das Stomodaeum in das Ectoderm des Keimstreifs übergeht, also im Bereiche der hinteren Mundlippe. In einem etwas späteren Stadium (Fig. 279) liegen die Verhältnisse schon etwas anders. Hier hat die ganze Mitteldarmanlage offenbar mit dem Stomodaeum schon nichts mehr zu thun. Gegen die Auffassung, dass etwa Fig. 278 *B* im Sinne der Heymons-schen Ausführungen zu deuten wäre, ist einzuwenden, dass der hier sichtbare stielförmige Zusammenhang nur der verspätete Rest einer in früheren Stadien mächtigeren Einwucherungszone ist. Der Mitteldarmkeim wird ja schon in Stadien angelegt, in denen von der Stomodaeumanlage noch nichts vorhanden ist. Um unseren Standpunkt in dieser Frage zu präcisiren, wollen wir ihn in die Worte kleiden: Die Einwucherung, welche zur Bildung des Mitteldarmkeimes führt, gehört dem Blastoderm, die Stomodaeumanlage aber dem Ectoderm an. Es wäre durchaus irreleitend, wenn man in dem Falle der Fig. 278 *B* von einer ectodermalen Entstehung des Mitteldarmkeimes sprechen wollte, ebenso

wie es irreleitend ist, wenn HEYMONS die Verhältnisse von Chalicodoma in diesem Sinne gedeutet hat. Mit demselben Rechte müsste man bei Phyllodromia das Mesoderm des übrigen Keimstreifs und überhaupt das ganze untere Blatt vom Ectoderm aus entstehen lassen. Denn es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass der Einwucherungsprocess, welcher an den Enden des Keimstreifs zur Bildung der Mitteldarmkeime führt, zu jenen Einwucherungsprocessen gehört, welche in den mittleren Partien des Keimstreifs zur Bildung des Mesoderms führen. Dass alle diese Sonderungsvorgänge nur locale Erscheinungen eines und desselben Vorganges sind, dass die Bildung des unteren Blattes als ein einheitlicher Process begriffen werden muss, erscheint uns gesichert. Es ist darauf hinzuweisen, dass die Bildung der Mitteldarmkeime zeitlich mit der Mesodermbildung zusammenfällt, bei Phyllodromia sowohl wie bei Chalicodoma und auch bei Hydrophilus, wo die vordere Mitteldarmanlage als gesonderte Zellgruppe kenntlich ist, wenn das „Mesodermrohr“ sich noch nicht geschlossen hat. Dass die Zellenmasse, welche im Bereiche der oben mehrfach erwähnten vorderen Vorwölbung einwuchert, zum unteren Blatte zu rechnen ist, ergeben in schlagender Weise die Querschnitte der Figg. 280 u. 281. Wie sich in den mittleren Theilen des Keimstreifs (Fig. 281 *B*) eine Gliederung des unteren Blattes in 3 Theile: Medianstrang und laterale Mesodermstreifen geltend macht, so ebenfalls im Bereiche der erwähnten vorderen Anlage, wo die mächtigere mittlere Partie, der Mitteldarmkeim, mit lateralen Mesodermpartien zusammenhängt. Die Identität der Bilder Fig. 280 u. 281 *A* mit Fig. 281 *B* ist eine so in die Augen springende, dass man an der Zugehörigkeit der Mitteldarmkeime zum unteren Blatte wohl nicht zweifeln kann. Erst wenn die Sonderung des unteren Blattes vom oberen sich vollständig vollzogen hat, sind wir berechtigt, das letztere als Ectoderm zu bezeichnen. Jene ursprünglich vorhandene noch indifferente Zellenschicht, welche dem unteren Blatte den Ursprung giebt, kann aber nur den Namen Blastoderm führen. Wir werden den Verhältnissen von Phyllodromia vielleicht am besten gerecht, indem wir sagen: die Absonderung des unteren Blattes ist noch nicht völlig zum Abschlusse gekommen, wenn die ersten Spuren der Stomodaeumeinstülpung sichtbar werden. Diese Verhältnisse haben NUSBAUM und FULIŃSKI in ihrer Gryllotalpa-Arbeit recht übersichtlich behandelt und sie in sieben bei den verschiedenen Insectengruppen vertretenen Typen zusammengefasst, auf die wir aber hier der Kürze halber nicht eingehen wollen. Es sei nur erwähnt, dass bei manchen Insecten, so besonders bei den Coleopteren, die Sonderung des unteren Blattes schon vollständig zum Abschlusse gekommen ist, wenn die Einstülpungen des Stomodaeums und Proctodaeums auftreten. Das Bild der Fig. 278 *B* kann somit nicht im Sinne der ectodermalen Entstehung des vorderen Mitteldarmkeimes gedeutet werden.

Für uns sind die hier in Rede stehenden Bilder, welche eine Beziehung der Einwucherungsstelle der Mitteldarmkeime zu Stomo- und Proctodaeum zeigen, durch verspäteten Verschluss des Blastoporus zu erklären und von den Verhältnissen der Peripatus-Embryonen, welche wir oben geschildert haben (p. 368), abzuleiten. Bei Peripatus ist ein langgestreckter Blastoporus vorhanden, welcher

der Primitivrinne des Insectenembryos offenbar homolog ist und sich von der Mitte aus gegen die beiden Enden verschliesst. Doch wird das vorderste und das hinterste Blastoporusende bei den Onychophoren überhaupt nicht verschlossen. Hier entstehen Proctodaeum und Stomodaeum als ectodermale Rohre, welche von ihrem ersten Ursprung an nach innen geöffnet sind und mit der entodermalen Zellschicht zusammenhängen (vgl. Spec. Theil, Heft 2, p. 705 ff). Wenn wir uns vorstellen, dass bei den Insecten der Verschluss des Blastoporus an seinem vordersten und hintersten Ende, wo die beiden Mitteldarmkeime entstehen, verspätet eintritt, so enthält der Umstand, dass die Einwucherungsstelle der Mitteldarmkeime mit der Stomodaeum- und Proctodaeumeinstülpung in Verbindung bleiben, nichts, was uns in Erstaunen zu versetzen braucht.

Es sei übrigens nebenbei noch erwähnt, dass das Bild der Fig. 278 schon deshalb nicht als Bestätigung der Heymons'schen Befunde gedeutet werden kann, weil Heymons in diesen frühen Stadien den Mitteldarmkeim als gesonderte Zellgruppe nicht gesehen oder doch nicht erkannt hat. Man könnte vielleicht die mit *mm* in Fig. 85 u. 86 seiner Dermapteren- und Orthopterenarbeit bezeichnete Zellgruppe hierfür in Anspruch nehmen. Die Heymons'schen Angaben über die ectodermale Entstehung des Mitteldarmkeimes beziehen sich, wie Nusbaum und Fuliński sagen, und wie eine Vergleichung der beiderseitigen Abbildungen ergiebt, auf die in späteren Stadien auftretende kleine ectodermale Epithellamelle (*l*) der Figg. 282 u. 283, welche Epithellamelle mit der Mitteldarmbildung nichts zu thun hat. Was Heymons als Stomodäalwand bezeichnet, enthält offenbar Elemente, welche entodermaler Natur sind und welche nur durch innige Apposition in eine scheinbare Beziehung zur Stomodäalwand gekommen sind. „Der hochverdiente Forscher", sagen Nusbaum und Fuliński, „hat aber die Grenze zwischen Entoderm und der ectodermalen Wand des Stomodaeums nicht bemerkt."

Die neueren Untersuchungen von Nusbaum und Fuliński über die Keimblätterbildung von Gryllotalpa (1909) haben im Wesentlichen eine Bestätigung ihrer Angaben für Phyllodromia erbracht. Hier erscheint die Anlage des vorderen Mitteldarmkeimes ungefähr gleichzeitig mit der Stomodaeumeinstülpung, welche dicht vor ersterer zur Ausbildung kommt und die Wucherungsstelle etwas mit einstülpt. Die Anlage des Proctodaeums erscheint etwas später als der hintere Mitteldarmkeim. Frühzeitig tritt ein Zusammenwachsen des vorderen und hinteren Mitteldarmkeimes mit Stomodaeum und Proctodaeum ein.

Es muss als unwesentlich bezeichnet werden, ob die ganze Anlage des unteren Blattes von Anfang an als eine continuirliche Bildung angelegt wird oder ob jene Partien, welche den Mitteldarmkeimen den Ursprung geben, Anfangs mit dem mittleren Abschnitte des unteren Blattes nicht zusammenhängen. Beide Typen scheinen bei den Insecten vorzukommen. Bezüglich dieser Verhältnisse äussern sich Nusbaum und Fuliński in folgender Weise: „Es ist dabei ganz gleichgültig, ob das ganze untere Blatt (Entomesoderm A. Kowalevskys) Anfangs undifferenzirt ist und erst secundär in der Mitte in das Mesoderm und an den zwei Enden in das secundäre Entoderm zerfällt, wie es Kowalevsky und Heider angenommen haben, oder ob die mittlere Partie des unteren Blattes sich primär unabhängig von den distalen Anlagen desselben differenzirt, d. h. beide Abschnitte

des unteren Blattes vom ersten Augenblick an topographisch getrennt erscheinen, wie es NOACK für die Musciden, KARAWAIEW für Pyrrhocoris, CARRIÈRE und BÜRGER für Chalicodoma muraria und NUSBAUM und FULIŃSKI für Phyllodromia angenommen haben. Das Wichtigste ist für uns, dass in keiner der zuletzt erwähnten Arbeiten der ectodermale Ursprung des Mitteldarmepithels angenommen, und dass das Zusammenwachsen der Mitteldarmepithelanlagen mit dem Stomo- und Proctodaeum lediglich als ein secundärer Process betrachtet wird."

Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria), welche durch CARRIÈRE und BÜRGER (F. 1897) eingehend bearbeitet wurde, verdient besondere Erwähnung. CARRIÈRE ist mit Nachdruck dafür eingetreten, dass bei dieser Form die Mesodermbildung und die Bildung der Mitteldarmkeime zwei besondere, auseinanderzuhaltende Processe darstellen. Das Mesoderm entsteht hier nicht von einer Primitivrinne aus, sondern in der Weise, dass eine mittlere Lamelle des Keimstreifs (Fig. 286 *m*), die sogenannte Mittelplatte, in die Tiefe versenkt und von zwei seitlichen, ihr dicht anliegenden Falten (*F*) überwachsen wird. Die innere Lamelle dieser Falten trägt zur Verstärkung der Mesodermschicht bei, die äussere wird zum Ectoderm. Während sonach hier die Mesodermbildung durch einen Vorgang erfolgt, den wir immerhin als einen abgeänderten Einstülpungs-

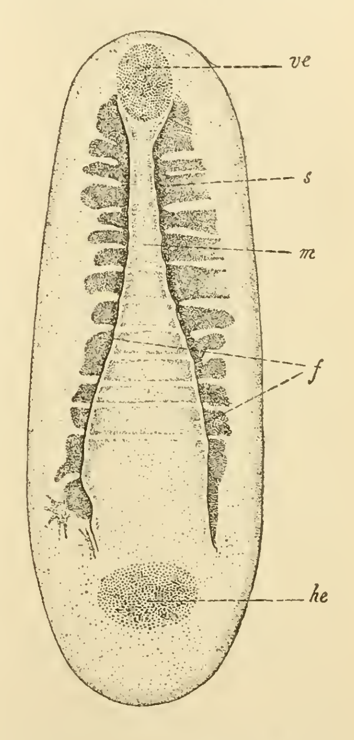


Fig. 286. Embryo von Chalicodoma muraria im Stadium der Keimblätterbildung.
f Falten, welche die Mittelplatte seitlich begrenzen (Rand des Blastoporus), *m* Mittelplatte = Mesodermanlage, bereits zum Theil segmentirt, *s* die segmentirten Seitenplatten (späteres Ectoderm des Keimstreifs), *ve* vorderer Mitteldarmkeim, *he* hinterer Mitteldarmkeim.

process betrachten dürfen, werden die Mitteldarmkeime auf andere Weise gebildet. Schon frühzeitig erkennt man, an das vordere und hintere Ende der Mittelplatte sich anschliessend, zwei Wucherungszonen (*ve* und *he*), in deren Bereiche eine rege Zellproliferation stattfindet, welche zur Bildung des vorderen und hinteren Mitteldarmkeimes führt. Wenn dann das Stomodaeum und Proctodaeum gebildet werden, so ist der Process der Zelleinwucherung noch nicht beendet, so dass scheinbar die Wände dieser beiden Einstülpungen noch zur Verstärkung der Mitteldarmkeime beitragen. Es erklärt sich dieses Verhalten aus dem Umstande, dass Einwucherung der Zellmassen der Mitteldarmkeime und Einstülpung des Stomo- und Proctodaeums zwei Vorgänge sind, die sich zeitlich aneinander anreihen, und so konnte HEYMONS die hier beobachteten Vorgänge im Sinne seiner Ansichten deuten. Wir schliessen uns an BÜRGER an, wenn er sagt:

„Indessen entwickelt sich der Mitteldarm mit keiner Zelle aus dem Ectoderm, sondern leitet sich vollständig vom Blastoderm ab.“

„Denn wenn man an dem Begriff des Ectoderms festhalten will, und insbesondere auch die oberflächliche Schicht der beiden Wucherfelder (nach ihrer Metamorphose) zum Ectoderm rechnet, so darf man nur das als ectodermal entstanden bezeichnen, was aus der oberflächlichen Zellschicht nach ihrer Umwandlung sich herleitet.“

Dagegen möchten wir Bürger nicht beistimmen, wenn er, offenbar unter dem Eindrucke der Heymons'schen Ansichten stehend, ausspricht: „die Entstehung von Vorder- und Enddarm ist nicht in einen Gegensatz zu der des Mitteldarms zu bringen.“ Nach unserer Ansicht ist die Entstehung der Mitteldarmkeime bei Chalicodoma durch Zelleinwucherung von der darauf folgenden Einstülpung von Stomo- und Proctodaeum wohl zu unterscheiden, wenn auch hier die Processe räumlich und zeitlich enge aneinander grenzen. Ob man die Mitteldarmkeime von Chalicodoma, entgegen der Carrière'schen Auffassung, in Beziehungen zum Mesoderm dieser Form bringen darf, würde eine erneute Untersuchung ergeben, welche darauf zu achten hätte, ob nicht auch die mesodermalen Partien des vordersten und hintersten Keimstreifendes von den erwähnten Wucherfeldern aus gebildet werden, was uns wahrscheinlich dünkt.

Hier schliessen sich die Beobachtungen an der Honigbiene (Apis) an. Schon Grassi (S. 1894) hatte für diese Form die Bildungsweise des vorderen und hinteren Mitteldarmkeimes erkannt. Nach den Untersuchungen von Dickel (F. 1904) bildet sich der vordere Mitteldarmkeim unabhängig vom Mesoderm durch einen selbstständigen Einstülpungsprocess, während der hintere Mitteldarmkeim in directem Anschluss an die Mesodermschicht durch Versenkung der Mittelplatte und Ausbildung einer die medianen Ränder der Seitenplatten kennzeichnenden Faltenbildung in die Tiefe verlagert wird. Die Vorgänge der Sonderung des unteren Blattes stehen hier, wie bei Chalicodoma und bei den Lepidopteren, in der Mitte zwischen einer sehr flach gedrückten Invagination und einfacher seitlicher Ueberschiebung.

Die Ansichten von Heymons haben durch die Untersuchungen verschiedener Autoren eine Bestätigung erfahren, so von Rabito (1898) für Mantis, von Schwartze (1899) und Toyama (F. 1902) für Lepidopteren, von Lecaillon (F. 1898) für Chrysomeliden, von Deegener (1900) für Hydrophilus, von Czerski (1904) für Meloë, von Friederichs (F. 1906) für Donacia und andere Coleopteren und noch neuerdings von Kahle (1908) für Cecidomyia. Es muss aber darauf aufmerksam gemacht werden, dass diesen Resultaten in neuerer Zeit fast auf der ganzen Linie widersprochen wurde, indem eine Reihe von Autoren auf Grund neuerer Untersuchungen zur Ueberzeugung gelangte, dass die Mitteldarmkeime in mehr oder weniger directem Zusammenhang mit dem Mesoderm gebildet werden, also — kurz ausgedrückt — dem unteren Blatte entstammen. Insoweit die Orthopteren in Frage kommen, haben wir über die Ergebnisse von Nusbaum und Fuliński bereits (p. 396) eingehend berichtet. Für die Lepidopteren sind die Arbeiten von Schwangart (1904, 1905) und mit gewissen, unten zu characterisirenden Einschränkungen die von Hirschler (1906, 1907) zu nennen, bezüglich der Coleopteren die Untersuchungen von

Hirschler an Donacia (1909) und Gastroidea (1909), während wir über die Embryologie der Dipteren durch Noack's (1901) und Escherich's (1900, 1901) Darstellungen unterrichtet wurden. Ueber diese Mittheilungen sei hier nur in kurzem Folgendes berichtet:

Der vordere Mitteldarmkeim der Lepidopteren war schon von Hatschek (1877) beobachtet und in richtiger Weise gedeutet worden. Diese durch Einwucherung entstehende Zellenmasse, welche Schwartze und Toyama dem Mesoderm zurechnen, wird von Schwangart als „Gastrulakeil" bezeichnet. Seine Zellen dringen in den Dotter ein und nehmen ein blasiges Aussehen an. Ihr späteres Schicksal ist ein verschiedenes. Zum Theil scheinen sie die Dotterzellen in ihrer Aufgabe die Resorption der Nahrungsdottermassen vorzubereiten, zu unterstützen, zum Theil werden Blutzellen und zu einem anderen Theil Zellen der vorderen Mitteldarmlamelle daraus. Ferner werden auch die sogenannten Subösophagealkörper von den Zellen des vorderen Mitteldarmkeimes gebildet. Das Mitteldarmepithel entsteht sowohl vom vorderen und hinteren Mitteldarmkeime aus und überdies betheiligen sich (wie bei Phyllodromia) daran auch Zellen, welche dem sogenannten Blutzellenstrange (Chordastrang Nusbaum's) entstammen, vielleicht (nach Schwangart) auch Dotterzellen. Die Angaben Hirschler's für die Ordensbänder (Catocala) und Geometriden lesen sich wie eine Art Compromiss zwischen den Anschauungen von Heymons und den gegenüberstehenden (z. B. von Nusbaum und Fuliński vertretenen). Wie bei den Libelluliden, so wird auch hier das Mitteldarmepithel aus drei verschiedenen Partien aufgebaut. Die vorderste und hinterste Partie entstammen dem Stomo- und Proctodaeum. Sie sind aber bei den genannten Lepidopteren ungemein klein, während der mittlere und ausgedehnteste Theil des Mitteldarms von Zellen des eben erwähnten Blutzellenstranges aufgebaut wird.

Bei Donacia wird nach Hirschler das untere Blatt hauptsächlich von einer Primitivrinne aus gebildet. Doch sollen sich auch einzelne Zellen der Seitenplatten medianwärts verschieben und zur Verdickung des Bodens der Gastrularinne beitragen. Die Gastralrinne verschliesst sich von vorn nach hinten, doch bleibt im hinteren Theile noch etwas länger ein Urdarmlumen erhalten. Wenn das untere Blatt sich unter dem Keimstreif flächenhaft ausgebreitet hat, so kann man überall an Querschnitten eine Gliederung in drei Partien wahrnehmen. Im vordersten und hintersten Abschnitt ist die Medianpartie am mächtigsten. Sie stellt den vorderen resp. hinteren Mitteldarmkeim dar, während aus den beiden Seitenpartien Mesodermgewebe wird. Umgekehrt ist in den dazwischen liegenden Regionen des Keimstreifs die mittlere Partie schwächer entwickelt, sie wird zum sogenannten Blutzellenstrang, während die seitlichen Mesodermstreifen hier mächtiger sind. Das Mitteldarmepithel wird von den beiden Mitteldarmkeimen und von Zellen des medianen Blutzellenstranges geliefert. Bei der Chrysomeliden-Form: Gastroidea viridula verhalten sich nach Hirschler die Dinge ganz ähnlich. Nur geht hier die Zellproliferation, welche zur Bildung des vorderen und hinteren Mitteldarmkeimes führt, noch eine Zeit lang fort, wenn bereits die Stomodaeum- und Proctodaeumeinstülpung aufgetreten ist.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so kann man aussprechen, dass die ectodermale Entstehung der beiden Mitteldarmkeime vom Stomo- und Proctodaeum aus von verschiedenen Autoren und für die verschiedensten Gruppen der pterygoten Insecten behauptet worden ist. Doch mehren sich in neuester Zeit die Stimmen, welche darthun, dass der innige Zusammenhang zwischen Mitteldarmanlage und Procto- und Stomodaeum kein primärer oder genetischer ist, vielmehr auf inniger Verwachsung von Anlagen gesonderten Ursprungs beruht. Der Einwucherungsprocess, welcher zur Bildung der beiden Mitteldarmkeime führt, fällt zeitlich mit der Mesodermbildung zusammen. Beide Vorgänge sind nur als local differente Erscheinungsformen eines einheitlichen Processes zu betrachten, welcher zur Bildung des unteren Blattes (Entomesoderm) führt. Die Zugehörigkeit der Mitteldarmkeime zum unteren Blatte ergiebt sich aus der Thatsache, dass die beiden Wucherzonen neben den Mitteldarmkeimen noch Mesoderm liefern und dass in den mittleren Partien des Keimstreifs der mediane „Blutzellenstrang" an der Bildung des Mitteldarmepithels participirt. Vielfach ist die Zelleinwucherung vorn und hinten noch nicht zum Abschluss gelangt, wenn bereits die Einstülpungen von Stomodaeum- und Proctodaeum sichtbar zu werden beginnen. Diese Erscheinung kann jedoch nicht im Sinne einer stomo- und proctodäalen Entstehung der Mitteldarmkeime gedeutet werden, da in diesem Falle ein früherer Vorgang auf einen später einsetzenden bezogen würde. Die Sonderung der Keimblätter ist bei den Insecten, wie bei allen Metazoen, der erste auf die Blastodermbildung folgende Vorgang. Die Bildung von Stomodaeum und Proctodaeum erfolgt später, wenn die Neuralrinne und die Extremitätenanlagen sichtbar zu werden beginnen. Wollte man die Thatsache, dass die Einwucherung des vorderen Mitteldarmkeimes bei manchen Formen noch fortbesteht, wenn die Stomodaeumeinstülpung auftritt, im Sinne einer stomodäalen Entstehung des Mitteldarms deuten, so könnte dies „nur der Theorie zu Liebe" geschehen. Mit Recht sagt Heymons: „Deuten lässt sich bekanntlich alles." Fraglich ist nur, welche von zwei gegenüberstehenden Deutungen durch die Thatsachen des vorliegenden Beobachtungsmateriales besser gestützt erscheint.

Wenn unsere Auffassung, dass die Mitteldarmkeime mit dem Mesoderm der Insecten zusammen eine genetische Einheit bilden, richtig ist, so werden wir jene Vorgänge, welche zur Bildung des unteren Blattes führen, als Gastrulation der Insecten in Anspruch nehmen dürfen. Meist wird das untere Blatt unter Ausbildung einer in der Mittellinie des Keimstreifs verlaufenden Rinne (Primitivrinne) gebildet, in welcher wir einen langgestreckten Blastoporus erblicken. Die Bedeutung dieses Vorganges, der zu den typischesten Processen der Insectenentwicklung gehört, wurde von Heymons nicht genügend gewürdigt oder erkannt. Die langgestreckte Form des Urmundes bei vielen Insecten erklärt sich nur zum Theil aus der langgestreckten Gestalt der Insecteneier. Richtiger wäre es, zu ihrer Erklärung eine Zusammendrängung oder Abkürzung der Entwicklung anzunehmen in dem Sinne, dass die Wachsthumsprocesse, welche zur Ausbildung des vollständig segmentirten Keimstreifs führen, schon in einer Zeit einsetzen, in welcher die Gastrulation noch nicht zum Abschlusse gelangt ist. Aufklärend nach dieser Richtung ist die Betrachtung der Keimscheiben sogenannter kurzkeimiger Formen, wie Lepisma,

Eutermes und mancher Orthopteren. Wir geben im Beifolgenden die Abbildungen der Keime von Stagomantis und Gryllus (Fig. 287) nach WHEELER im Stadium der Gastrulation. Die Bilder sind so schlagend und überzeugend, dass man in ihnen wohl schwerlich einen bloss mechanisch bedingten und an sich bedeutungslosen Vorgang der Mesodermbildung wird erblicken wollen.

Diese kurzkeimigen Formen sind es offenbar, die sich am Nächsten an die Myriopoden (Scolopendra) anschliessen. Der Unterschied, dass bei Scolopendra ein Einwucherungsprocess und hier ein Einstülpungsprocess vorliegt, fällt nicht in die Wagschale, da diese beiden Formen der Sonderung sich ja häufig vertreten können. Bei Scolopendra wird am Cumulus primitivus durch Proliferation ein Zellhaufen (unteres Blatt) gebildet. Wenn dann der Keimstreif auswächst, so sondern sich aus dieser Zellenmasse zwei seitliche Mesodermstreifen und eine Entodermschicht, welche die innerste Schicht des Keimstreifs darstellt. Sie liegt seitlich zwischen dem Mesoderm und dem Dotter, medianwärts aber zwischen dem Ectoderm und der Dotteroberfläche.

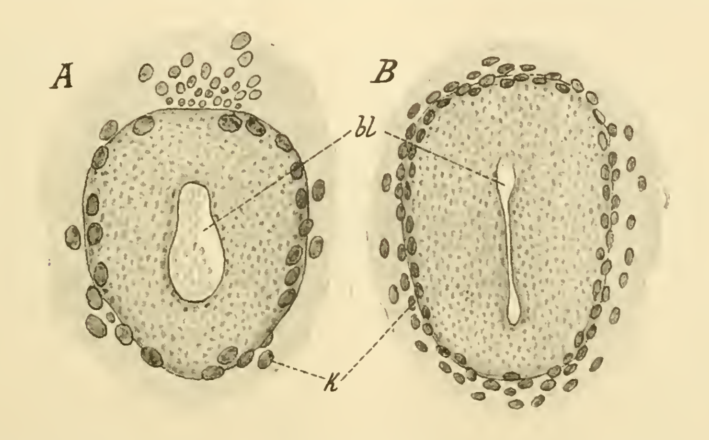


Fig. 287. Keimscheiben, *A* von Stagomantis, *B* von Gryllus, im Stadium der Gastrulation. (Nach WHEELER.) Die Keimscheiben nehmen nur einen verhältnissmässig kleinen Bezirk der Eioberfläche ein, ähnlich wie bei Lepisma (Fig. 266). Es sind kurzkeimige Formen. Am Rande der Keimscheiben finden sich grössere Zellkerne *k*, welche der Amnionfalte angehören, die eben im Entstehen begriffen ist. Ihr Umriss ist an den Bildern nicht zu erkennen.
bl Blastoporus.

In ganz ähnlicher Weise entstehen auch bei den Insecten (vgl. Fig. 285 *B*, p. 401) durch Differenzirung des unteren Blattes drei längsverlaufende Zellstreifen: zwei seitliche, die paarigen Mesodermstreifen und ein medianer. Der mediane Zellstreif liefert vorn und hinten die Mitteldarmkeime, in den mittleren Partien dagegen den sogenannten „Blutzellenstrang". Wie sich die Verhältnisse der Insecten auf die von Scolopendra zurückführen lassen, hat HIRSCHLER (Gastroidea, 1909) gut auseinander gesetzt, dem wir hier folgen. „Deuten wir also" — sagt HIRSCHLER — „mit HEYMONS den Cumulus der Myriopoden als einen soliden Blastoporus, so müssen wir die Entwicklung des unteren Blattes bei den Insecten auch als einen Gastrulations-

vorgang auffassen, wobei die Anwesenheit oder Abwesenheit einer medianen Rinne Nebensache ist."

Die Art, wie das untere Blatt gebildet wird, ist bei den verschiedenen Formen der Pterygoten recht verschieden. Nur selten ist seine Bildungsweise eine ähnlich diffuse Einwucherung wie bei Scolopendra. Hierher ist Phyllodromia und Gryllotalpa, vielleicht auch Eutermes zu rechnen. Meist findet man eine deutlich entwickelte Primitivrinne, und dann entwickelt sich jedenfalls immer die Hauptmasse des unteren Blattes von der Primitivrinne aus, wenngleich vielleicht in manchen Fällen auch die Seitenplatten durch Abgabe einzelner Zellen zu seiner Verstärkung beitragen mögen. Derartiges wird mehrfach angegeben, doch sind hier Beobachtungsirrthümer, Verwechslungen mit Paracytenbildungen etc. wohl nicht leicht zu vermeiden. Die Bildung des unteren Blattes von der Primitivrinne aus kann auf dreierlei Weise erfolgen:

1) durch Zelleinwucherung. In diesen Fällen ist die Primitivrinne meist ziemlich schmal, aber der Sitz einer regen Zellproliferation, welche das Material für das untere Blatt liefert. Ein weit verbreiteter Typus;

2) durch Einstülpung. Für diesen Typus können die Vorgänge, wie sie schon KOWALEVSKY an Hydrophilus erkannte, als Beispiel dienen. Die Primitivrinne wird breit angelegt. Die Zellen der Primitivrinne setzen dann die sogenannte Mittelplatte des Keimstreifs zusammen, während rechts und links die beiden Seitenplatten angrenzen. Während sich nun an den Grenzen von Seiten- und Mittelplatte zwei Falten erheben, welche sich einander immer mehr nähern, wird die Mittelplatte zu einem Rohr eingekrümmt. Wenn die beiden Falten mit einander verwachsen, so wird das Rohr (Anlage des unteren Blattes) vom Ectoderm (den verwachsenen Seitenplatten) abgetrennt. Das Lumen des Rohres, welches bei der Ausbreitung des unteren Blattes bald verschwindet, kann als Urdarmlumen betrachtet werden;

3) durch seitliche Ueberschiebung. Die Mittelplatte wird in die Tiefe versenkt, ohne dass sie sich zu einem Rohr einkrümmt. Gleichzeitig schieben sich die beiden Seitenplatten ohne Faltenbildung über die Mittelplatte gegen die Mediane vor und verwachsen in der Mittellinie mit einander. Dieser Typus scheint nirgends ganz rein realisirt zu sein, doch wurden für die Hymenopteren und Lepidopteren Verhältnisse geschildert, welche zwischen dem vorhergehenden und dem vorliegenden Typus in der Mitte stehen, indem zwei seitliche, ganz flachgedrückte Falten über die Mittelplatte hinweg kriechen, so bei Chalicodoma, Apis und den Lepidopteren.

Diese drei Typen der Bildung des unteren Blattes sind fast niemals vollständig rein entwickelt. Vielmehr findet man, dass die Bildung des unteren Blattes häufig in den verschiedenen Regionen eines und desselben Keimstreifs auf etwas verschiedene Weise vor sich geht. Besonders ist häufig der Process am vordersten und hintersten Ende des Keimstreifs, wo die Mitteldarmkeime entstehen, ein anderer als in den mittleren Partien.

Die Art des Verschlusses des Blastoporus ist bei verschiedenen Formen eine verschiedene. Bei den langkeimigen Formen wird nicht selten beobachtet, dass der Verschluss in den mittleren Partien zuerst stattfindet und von dort nach vorn und hinten fortschreitet. Dieses

Verhalten erinnert in auffallender Weise an die Art des Verschlusses, wie sie für Peripatus angegeben wurde.

Mit einigen Worten sei hier der Entwicklung der Cölomsäckchen gedacht. Dieselben nehmen bei den Insecten die seitlichen Partien des unteren Blattes (Fig. 271 *D* bis *F us*, p. 386; Fig. 273 und 275 *us*, p. 392) ein und sind bei verschiedenen Formen von verschiedener Ausbildung. Bei den Dipteren werden sie vermisst. Am entwickeltsten finden sie sich bei den Orthopteren, wo sie in die Extremitätenanlagen hineinragen. Hier entstehen sie gleichzeitig mit den Extremitätenanlagen. Die Mesodermschicht der Orthopteren bildet unter dem Ectoderm eine einzige Zellenlage. Wenn die Extremitätenanlagen (auch an den Abdominalsegmenten kenntlich) zur Entwicklung kommen, so entstehen sie als zipfelförmige Auswüchse des Keimstreifs gegen die Amnionhöhle. Die Wand dieser Zipfel wird von der Ectodermschicht und der darunter gelegenen Mesodermschicht gebildet. Es entsteht so in der Extremitätenanlage ein Hohlraum, welcher ursprünglich dorsalwärts, d. h. gegen den Dotter noch offen ist, aber später durch Ausbildung einer mesodermalen Wand verschlossen wird. Dieser mesoderm-umkleidete Hohlraum ist das Cölomsäckchen.

Bei den meisten Pterygoten ist die Mesodermanlage mehrschichtig, und hier treten die Cölomräume als seitliche Spalten im Mesoderm auf, um welche sich die angrenzenden Mesodermzellen bald zu einer Epithelschicht gruppiren.

Bei jenen Formen, bei denen die Gastrulation durch deutliche Invagination, also unter Ausbildung eines wohlentwickelten Urdarmlumens vor sich geht, könnte man vielleicht vermuthen, dass die Cölomsäckchen durch seitliche Abfaltung vom Urdarm, also als Enterocöl im Sinne der Cölomtheorie der Brüder Hertwig gebildet werden, oder dass sich doch Spuren einer solchen Bildungsweise hier vorfinden. Die Brüder Hertwig haben in ihrer Cölomtheorie ein oft citirtes, nach dieser Richtung abzielendes Schema der Insectengastrula entworfen, und thatsächlich haben Bütschli und später Escherich bei den Dipteren Verhältnisse gefunden, welche diesem Schema nahe kommen. Ebenso glaubte Heider die Verhältnisse bei Hydrophilus in diesem Sinne deuten zu können, indem er geneigt war, die Cölomhöhlen auf die Wiedereröffnung der seitlichen Theile des flachgedrückten und unkenntlich gewordenen Urdarmlumens zurückführen zu können. Wir sind derzeit nicht geneigt, diesen Vorkommnissen der Insectenembryologie eine allzugrosse Bedeutung im phylogenetischen Sinne beizumessen. Alle Hinweise führen uns auf die Anneliden als Stammformen der Insecten und die Mesodermbildung der Anneliden kann nicht auf Enterocölbildung bezogen werden. Wenigstens haben wir keine Hinweise nach dieser Richtung. Im Uebrigen deutet schon das Sporadische des Vorkommens einer Cölombildung durch Abfaltung bei den Insecten darauf hin, dass es sich hier um secundäre Modificationen der Mesodermbildung handelt.

Wir besprechen zum Schlusse noch einige Einwände und Schwierigkeiten, die der Auffassung der Bildung des unteren Blattes als Gastrulationsvorgang der Insecten entgegenstehen. Zu den typischesten Vorgängen der Keimblätterbildung der Insecten gehört die Entwicklung des Mitteldarms aus einer ursprünglich bipolaren Anlage. Der vordere und hintere Mitteldarmkeim finden sich an den

Enden der Primitivrinne, während in ihren mittleren Partien — wie man glaubte — nur Mesoderm gebildet werden sollte. Zur Erklärung dieses immerhin etwas auffälligen Verhaltens wurde die sogenannte Zerdehnungshypothese, welche in ihren Anfängen auf Kowalevsky zurückgeht, ersonnen. Man stellte sich vor, dass bei der Streckung des Urdarms die Entodermanlage in zwei Partien, eine vordere und eine hintere, zerrissen wurde und dass in den mittleren Partien bloss die Mesodermstreifen erhalten blieben. Man hat sich wohl auch vorgestellt, dass die bei dieser Zerreissung entstandene Lücke durch den Dotter, der ja auch zum Entoderm zu rechnen sei, ausgefüllt werde, so dass die Continuität des entodermalen Grundes der Urdarmeinstülpung auf diese Weise erhalten geblieben sei. Diesen Vorstellungen ist eine gewisse Berechtigung sicher nicht abzusprechen. Man könnte sich wohl denken, dass bei vermehrter Ansammlung von Nahrungsdotter eine der beiden Schichten des unteren Blattes in ihren mittleren Partien verödet sei. Immerhin haben Manche (so Heymons) in der Nöthigung zur Herbeiziehung derartiger Hilfsannahmen eine der Auffassung der Primitivrinne als Blastoporus entgegenstehende Schwierigkeit erblickt. Diese ganze Zerdehnungshypothese ist durch die Ergebnisse der neueren Untersuchungen einigermassen überflüssig geworden. Da wir als ziemlich sicher festgestellt betrachten können, dass die vordere und hintere Entodermanlage durch einen in der Medianlinie verlaufenden Zellstrang, den sogenannten „Blutzellenstrang", welcher nebst Blutzellen auch Mitteldarmepithelzellen liefert, in Verbindung stehen, so können wir jetzt bei den Insecten von einer einheitlichen, den Grund des Urdarms einnehmenden Entodermanlage sprechen. Der Umstand, dass der „Blutzellenstrang" nebst Entodermzellen auch noch Blutzellen liefert, hat zu weitgehenden Speculationen Anlass geboten (Schwangart 1906). Wir sehen derzeit noch keine Nöthigung, diesen Gesichtspunkten nachzufolgen. Man könnte sich auch vorstellen, dass im „Blutstrang" indifferentes Gebiet vorliegt, in welchem Mesoderm und Entoderm sich berühren oder streckenweise gemischt vertreten sind. Unter diesen Umständen könnte den Blutzellen dieses Stranges nach wie vor mesodermaler Character zuerkannt werden.

Es sei hier — nebenbei — auf die interessante Analogie verwiesen, welche die Entwicklungsweise einiger Crustaceen zur Insectenentwicklung darbietet. Bei Lernaea finden sich nach Pedaschenko und bei Neomysis nach Wagner vordere und hintere Mitteldarmkeime, welche in ihren Beziehungen zu Stomo- und Proctodaeum ganz mit den entsprechenden Bildungen der Insecten übereinstimmen. Ueberhaupt kann die Entwicklung der Insecten nicht richtig verstanden werden, wenn man sie losgelöst aus dem Rahmen der Arthropodenentwicklung erfassen will. Zieht man die Entwicklungsweise anderer Arthropodengruppen zu eingehenden Vergleichen heran, so verlieren manche Erscheinungen, die in der Insectenentwicklung recht sonderbar anmuthen, ihr singuläres Gepräge.

Erheblicher ist vielleicht eine andere Schwierigkeit, welche sich aus dem Vorhandensein der Dotterzellen ergiebt. Man wird wohl geneigt sein, die Dotterzellen dem Entoderm zuzurechnen und in ihnen bei den Pterygoten einen abortiven Theil des Entoderms zu erblicken. Die Beobachtungen über die Mitteldarmbildung bei Lepisma und

Campodea (Heymons) und bei den Odonaten (Tschuproff) lassen kaum eine andere Deutung als möglich erscheinen. Wenn diese Auffassung richtig ist, dann müsste man — so scheint es — in der Dotterzellenbildung einen Gastrulationsact erblicken. Ganz zwingend ist diese Schlussfolgerung freilich nicht, aber sie liegt immerhin nahe. Dann würde bei den Insecten die Merkwürdigkeit vorliegen, dass wir zwei aufeinander folgende Gastrulastadien zu verzeichnen hätten, von denen das erste die Bildung der Dotterzellen, das zweite die Absonderung des unteren Blattes zu besorgen hätte. Wenn man hierin, wie dies Heymons thut, einen Luxus der Natur erblickt, so ist hierdurch gegen eine derartige Auffassung eigentlich nichts bewiesen. Die Natur ist ja manchmal in ihren Mitteln verschwenderisch. In der That haben sich manche Autoren mit dieser Auffassung befreundet. Wenn wir zwei verschiedene Partien des Entoderms annehmen (Dotterzellen und Mitteldarmkeime), so wäre es wohl denkbar, dass diese verschiedenen Partien auch durch zwei verschiedene und aufeinander folgende Acte der Gastrulation vom Ectoderm gesondert werden. So werden ja beispielsweise auch beim Scorpion oder bei den Cephalopoden zuerst Dotterzellen und nachher Entodermzellen gebildet. Die Vorstellung einer in zwei Schüben ablaufenden Gastrulation hat sonach nichts übermässig Befremdendes.

Wenn man aber in dem Vorkommen zweier derartiger Processe eine ernste Schwierigkeit erblicken sollte, so hätten wir nach den in der vergleichenden Embryologie zur Verwendung kommenden Methoden eine Untersuchung darüber anzustellen, welcher der beiden Vorgänge nach seinem ganzen Wesen und nach den Beziehungen zur Entwicklung verwandter Formen mehr Anspruch darauf erheben kann, für einen Gastrulationsact gehalten zu werden. Wir haben im Vorhergehenden die Gründe angeführt, welche uns dafür zu sprechen scheinen, dass die Primitivrinnenbildung der Insecten als Gastrulation aufzufassen sei, und können hier nochmals auf die Beziehungen zu den Myriopoden und Onychophoren verweisen. Die angeführten Gründe scheinen uns durchaus beherzigenswerth.

Wie steht es nun mit dem ersten Act? Wie werden die Dotterzellen bei den Insecten gebildet? Jedenfalls auf sehr mannigfaltige Weise. Die Entstehung der Dotterzellen ist so verschiedenartig, dass man sich fragen muss, ob nicht unter diesem Namen Dinge verschiedener Bedeutung zusammengefasst werden. Halten wir uns aber vorläufig an den verbreitetsten Typus. In den meisten Fällen werden die Dotterzellen gebildet, indem bei erfolgender Blastodermbildung einige Zellen im Inneren zurückbleiben. Manchmal kommt es vor, dass von den Furchungszellen, welche gegen die Oberfläche wandern, einige auf halbem Wege wieder umkehren, um mehr nach innen zu gelangen; andere haben vielleicht schon das Blastoderm erreicht, und treten wieder in den Dotter zurück. Von einer Polarität des ganzen Processes ist keine Rede. Die Angelegenheit vollzieht sich an allen Theilen der Oberfläche des Keimes auf gleiche Weise. Also ein Zurückbleiben oder ein Einwandern von Zellen. Wenn das Entodermbildung sein soll, so könnten wir es nur als multipolare Einwucherung oder als Delamination bezeichnen. Solche Vorgänge kommen sonst bei Arthropoden nicht vor und, wo man sie zu finden glaubte, hat sich nachträglich ein Beobachtungsirrthum herausgestellt (z. B. bei den Phalangiden).

Wenn wir vor die Frage gestellt werden, ob die Entodermbildung bei den Insecten durch multipolare Einwanderung oder durch Primitivrinnenbildung erfolgt, so werden wir unbedenklich nach Allem, was uns der Vergleich mit den übrigen Arthropoden und den Anneliden lehrt, den letzteren Modus als denjenigen bezeichnen, der mehr Anspruch darauf erheben kann, für die Gastrulation gehalten zu werden.

Heymons hat die Vorgänge der Blastodermbildung bei den Insecten und bei Scolopendra, bei welchen Dotterzellen im Inneren verbleiben, für eine Art Epibolie erklärt und mit der Epibolie der Anneliden in Verbindung zu bringen gesucht. Hier kann aber von einer Epibolie in keiner Weise die Rede sein. Es ist nicht zu billigen, wenn wohlcharacterisirten Begriffen der vergleichenden Embryologie durch missbräuchliche Anwendung ein verschwommener Character ertheilt wird. Wir verstehen unter Epibolie die Umwachsung einer Macromerengruppe durch eine vom animalen Pole her sich vorschiebende Micromerenhaube, und ein typisches Beispiel für Epibolie ist die Gastrulation der Ctenophoren. Als characteristisch hat hierbei die Polarität des ganzen Vorganges zu gelten. Von alledem ist bei der Dotterzellenbildung der Insecten nichts zu bemerken. Hier giebt es keine Macromeren und keine Micromeren, kein Ueberwachsen und keine Polarität. Es bleiben einfach einige Furchungszellen bei der Blastodermbildung im Inneren zurück. Man darf es aussprechen, dass bei diesem Process nichts zu erkennen ist, was irgendwie an eine Epibolie erinnert.

Am ehesten könnte man die Vorgänge der Dotterzellenbildung, wie sie von Weismann für Biorhiza und Rhodites angegeben wurden und die wir oben, p. 132, erwähnt haben, als intravitellin ablaufende Epibolie deuten. Aber wer vermag auf ein derartig vereinzeltes Vorkommnis Schlüsse von grösserer Tragweite zu bauen?

Von den übrigen noch nicht erwähnten Arten der Dotterzellenbildung bei Insecten sei Folgendes angeführt. Bei einigen Formen, so bei Neophylax, Blatta, Campodea, Gryllotalpa und Mantis wandern sämmtliche Furchungszellen nach der Oberfläche und die Dotterzellen entstehen, indem da und dort multipolar vereinzelte Blastodermzellen in den Dotter zurückwandern. Dieser Vorgang scheint uns der ursprüngliche zu sein, während Heymons in dem Zurückbleiben von Furchungszellen im Dotter das primäre Verhalten erblickt. Es dürfte wohl schwer fallen, in dieser Frage nach der einen oder anderen Richtung entscheidende Gründe beizubringen.

Besondere Erwähnung verdienen einige Fälle, in denen von einer bestimmten Stelle der Blastodermoberfläche, an der sich dann oft eine blastoporusähnliche Blastodermlücke vorfindet, Dotterzellen ins Innere einwandern. Will beobachtete bei Aphiden eine Oeffnung im Blastoderm, von welcher Dotterzellen und secundäres Nährmaterial ins Innere des Eies eintreten. Diese Oeffnung entspricht dem hinteren Eipole. Die Verhältnisse bei den Aphiden sind aber jedenfalls durch die eigenthümlichen Ernährungsverhältnisse des Embryos complicirt (vgl. Spec. Theil, II. Heft, p. 778). Noack beobachtete bei Calliphora eine Blastodermlücke, von welcher Dotterzellen ins Innere eindringen. Sie entspricht der Stelle, an welcher der hintere Mitteldarmkeim gebildet wird. Andererseits fand Dickel an der Biene eine ähnliche blastoporusartige Bildung am vorderen Eipole,

an welcher aber keine Dotterzellenbildung stattfindet. Es scheinen sich dort im Gegentheile Furchungszellen dem Blastoderm anzugliedern. SCHWANGART hat bei Endromis versicolor eine ähnliche, dem vorderen Eipole angehörige Blastodermlücke beobachtet, welche mit der Dotterzellenvermehrung in Beziehung gebracht wird. Auch HIRSCHLER hat bei Coleopteren ähnliches beobachtet. Alle die Vorgänge sind recht schwer zu deuten. Es kann sich hier um Verschiedenartiges handeln. Wie HIRSCHLER ausführt, liegt die Möglichkeit vor, dass es sich um eine dem Dorsalorgan der Poduriden vergleichbare und frühzeitig der Degeneration anheimfallende Bildung handelt. Andererseits können diese Blastodermlücken nichts weiter sein als Stellen, an denen das Blastoderm verspätet zum Verschlusse kommt. Es hat nicht an Versuchen gefehlt, diese „Blastoporusbildungen", welche der Lage nach oft ungefähr der Stelle der Bildung des vorderen oder des hinteren Mitteldarmkeimes entsprechen, mit der später auftretenden Primitivrinnenbildung in eine gewisse Beziehung zu bringen — Versuche, die uns wenig aussichtsreich zu sein scheinen. Ueberhaupt wird man sagen müssen, dass eigentlich kein Grund vorliegt, die angeführten, ziemlich räthselhaften Blastodermlücken als Blastoporus in Anspruch zu nehmen.

Es sei noch erwähnt, dass die Dotterzellen der Insecten noch später, durch Einwanderung vom unteren Blatt z. B. vom Gastrulakeil der Lepidopteren aus vermehrt werden können. Wenigstens liegen einige diesbezügliche Angaben vor.

Man wird es für berechtigt halten dürfen, die Dotterzellen der Insecten dem Entoderm zuzurechnen, aber es liegt kein Grund vor, in den verschiedenartigen Vorgängen der Dotterzellenbildung einen Gastrulationsact zu erblicken. Das Zurückbleiben einiger Furchungszellen im Inneren oder ihre multipolare Einwanderung kann vielleicht als ein erster vorbereitender Act zur Keimblätterbildung hinzugerechnet werden. Eine besondere Bedeutung kommt ihm wohl keinesfalls zu. Wir möchten am liebsten die ganze Dotterzellenbildung aus der Frage nach der Keimblätterbildung der Insecten ausgeschaltet wissen, wie man dies in ähnlichen Fällen bei anderen Thiergruppen auch gethan hat. Es handelt sich um die vorzeitige Sonderung eines bestimmten Zwecken dienenden und der Degeneration anheimfallenden Gewebes.

Für HEYMONS ist das Gastrulastadium der Insecten durch die Processe der Dotterzellenbildung gegeben, fällt sonach zeitlich mit der Blastodermbildung zusammen. Erst später entwickelt sich durch Vorgänge, welche bei den meisten Insecten unter Ausbildung einer Primitivrinne einhergehen, das Mesoderm. Dieser Process, welcher rein mechanisch bedingt sei, hat für HEYMONS geringere Bedeutung. Es ist das aber ein recht eigenartiger Modus der Mesodermbildung, der sich weder von der Entwicklungsweise der Anneliden, noch von Scolopendra oder irgend einer Form der Arthropoden herleiten lässt. Man bedenke: eine Mesodermbildungsrinne, die erst nach Abschluss der Gastrulation in Erscheinung tritt. Bei den Anneliden gehören die beiden Urmesodermzellen dem Blastoporusrande an. Sie rücken oft schon vor der Gastrulation in die Tiefe, manchmal sogar recht frühzeitig, wie bei den Regenwürmern. Bei den Arthropoden ist die Mesodermanlage meist von Anfang an eine vielzellige. Ihre Entstehung steht gewöhnlich mit der Entodermbildung in Zusammenhang. Von einer verspäteten und

selbstständigen Sonderung des Mesoderms ist nichts bekannt. Heymons hat den Versuch nicht gemacht, zu erklären, wie etwa ein so eigenartiger Modus der Mesodermbildung bei den Insecten phylogenetisch abzuleiten sei. Ein solcher Versuch würde nach unserer Ansicht mit Wahrscheinlichkeit dazu führen, dass die „Mesodermbildungsrinne“, auch wenn sie mit der Mitteldarmbildung gar nichts zu thun hätte, doch als Blastoporusrest anzuerkennen sei. Denn die Mesodermbildung ist bei den meisten Thieren, und jedenfalls bei allen hier näher in Frage kommenden an die Gegend der Urmundlippen gebunden. Da wir aber Ursache haben anzunehmen, dass auch die Mitteldarmkeime von der genannten Rinne aus oder doch in unmittelbarem Anschlusse an dieselbe gebildet werden, so steht nichts im Wege, diese Rinne als Blastoporus zu deuten. Hiermit kommen dann die erwähnten Schwierigkeiten in Wegfall.

Zu welcher Verwirrung es führt, wenn man mit Heymons die Blastodermbildung der Insecten als Gastrulation betrachtet, erkennt man, wenn man bei Friederichs erfährt, dass den Käfern eine Sterrogastrula zukomme, dass bei ihnen die Blastula cänogenetisch unterdrückt sei und dass hier Blastula und Gastrula zusammenfallen. Bei den Insecten sollen 4 Gastrulationstypen vorkommen: 1) multipolare Einwanderung, 2) Delamination, 3) polare Einwucherung und 4) Gastrulation durch intravitelline Sonderung. Ferner sollen bei den Musciden Typus 1 und 3 combinirt vorkommen und in manchen Fällen noch Typus 4 hinzutreten. Bei Platygaster etc. sei Typus 1 und 2 combinirt. Nach unserer Ansicht wäre es besser, alle diese Bezeichnungen, welche der Keimblätterbildung der Cölenteraten entlehnt sind, und dort bestimmten, wohlcharacterisirten Processen entsprechen, bei der Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge der Insecten zu vermeiden. Im Allgemeinen erscheint uns die Dotterzellenbildung der Insecten noch zu wenig geklärt, als dass sie sich unter derartige Schemen subsumiren liesse.

Wenn Friederichs sagt, die Annahme, dass die Mitteldarmkeime der Insecten dem unteren Blatte entstammen, jene zählebige Theorie, welche, „gleich der Lernäischen Hydra, immer wieder ihr Haupt erhebt“, verdiene kaum den Namen einer Theorie, „da sie auf einem Beobachtungsfehler beruht“, so berührt er einen Punkt, in dem wir mit ihm übereinstimmen. Die Frage der Keimblätterbildung bei den Insecten ist durch Beobachtungen zu lösen. Wir können sonach die weitere Klärung dieser Frage, insoweit sie vielleicht dem oder jenem noch nicht in genügender Weise erfolgt zu sein scheint, späteren Untersuchungen anheimstellen.

3. Zur Keimblätterbildung der Chordaten.

A. Amphioxus.

Amphioxus und die Ascidien liefern uns den Schlüssel für das Verständniss der Keimblätterbildung der Vertebraten. Die Amphioxus-Entwicklung hat seit den grundlegenden Untersuchungen von Kowalevsky (1867) und Hatschek (1881) stets mit Recht diesen Anspruch für sich geltend machen dürfen. Die neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Ascidien, von denen wir hier nur die von Van Beneden und Julin (S. 1886), von Castle (F. 1896) und von Conklin (F. 1905) hervorheben, haben diese Gruppe Amphioxus zur Seite gestellt. Beide Formen, in dem

Entwicklungsmodus wesentlich von einander abweichend, ergänzen sich in glücklicher Weise. Während der determinative Character der Ascidien-Entwicklung eine Zurückführung bestimmter Organanlagen auf einzelne Blastomeren, ja auf bestimmte Regionen des ungefurchten Eies in bisher ungeahnter Sicherheit ermöglicht (ein Vorzug, der unter allen Chordaten ausschliesslich den Ascidien zukommt), so treten hier wegen der Kleinheit und Zellenarmuth des Keimes die Processe der wechselseitigen Verlagerung dieser Anlagen weniger deutlich in den Vordergrund. Processe, die bei Amphioxus als Abfaltung zu betrachten sind, wie die Mesodermbildung, erscheinen bei den Ascidien auf die Verlagerung einer aus wenigen Zellen bestehenden Gruppe reducirt. Im Uebrigen ist die Ascidien-Entwicklung auch mit Rücksicht auf den eigenartigen Bau der Larve offenbar secundär modificirt. In der Larve treten die Mesodermgebilde stark in den Hintergrund, die Chorda ist nur in den hinteren Regionen des Rumpfes und im Schwanze entwickelt, von Segmentirung ist nichts wahrnehmbar etc. Das Alles hat auch die ersten Entwicklungsvorgänge in gewissem Sinne beeinflusst. Demgegenüber scheint uns Amphioxus in vieler Hinsicht das ursprünglichere Verhalten darzubieten. Wenn auch nicht zu verkennen ist, dass auch die Amphioxus-Entwicklung in mancher Hinsicht (so in der frühzeitig hervortretenden Asymmetrie der Larve) offenbar secundäre Modificationen darbietet, so erscheint es doch zweckmässig, der Darstellung der Chordonier-Entwicklung zunächst das frei entwickelte Schema des Amphioxus-Keimes zu Grunde zu legen und ihm dann die Besprechung der — wie bei allen determinativen Formen — durch vorzeitige Sonderung der Anlagen (precocious segregation) modificirten Ascidien-Entwicklung anzuschliessen.

Andererseits ergiebt sich bei Amphioxus die Schwierigkeit, dass hier bei einer nicht determinativen Entwicklungsweise die Zurückführung bestimmter Organanlagen auf scharf abzugrenzende Bezirke der Blastula oder gar des ungefurchten Eies erschwert, ja mit den bisherigen Mitteln der Untersuchung unmöglich gemacht ist. Diese Schwierigkeit der Abgrenzung bestimmter Keimbezirke an der Blastula von Amphioxus ist die Ursache für gewisse Discussionen, welche in der neueren Litteratur über Amphioxus-Entwicklung einen allzubreiten Raum einnehmen. Wenn es z. B. Lwoff (1892, 1894) als seine Ueberzeugung ausspricht, dass die Chordaanlage und ein Theil der Mesodermanlage von Amphioxus richtiger dem Ectoderm zuzurechnen sei, wonach dann der Umschlagsrand der Gastrula von Amphioxus nicht mit dem Blastoporus der Evertebraten homologisirt werden dürfte, so erscheint uns eine solche Zurechnung der genannten Anlagen zu einem bestimmten Keimblatt völlig arbiträr und durch die zu beobachtenden Thatsachen in keiner Weise gerechtfertigt. Diese Annahmen Lwoff's haben auch die neueste Darstellung von Cerfontaine's schätzenswerten Untersuchungen über Amphioxus-Entwicklung in nicht unwesentlicher Weise beeinflusst. Unsere Erkenntniss der Vorgänge wird durch solche willkürlich vorgenommenen Zuordnungen bestimmter Anlagen zu einem Keimblatt in keiner Weise gefördert. So lange uns nicht Mittel zu schärferer Abgrenzung der Anlagenbezirke in der Blastula zu Gebote stehen als bisher, können wir für Amphioxus nur aussprechen, dass die Chorda und Mesodermanlage bei dieser Form

einer nicht scharf abgegrenzten, zwischen den beiden primären Keimblättern eingeschobenen Uebergangszone angehören, welche durch Einstülpung in das Innere verlagert wird. Ob man diese Uebergangszone dem Ectoderm oder dem Entoderm zurechnen will, ist Sache der Liebhaberei des Einzelnen und kommt in letzter Linie auf eine „question de terminologie“ hinaus, wie Robert derartige Streitfragen zutreffend bezeichnet hat. Die Wissenschaft aber hat hier ihr Ende.

Man könnte für die Zurechnung der genannten Anlagen zum Entoderm vielleicht gewisse Momente der weiteren Vergleichung herbeiziehen und sich z. B. für die Chorda darauf berufen, dass ähnliche celluläre Scelettanlagen bei anderen Formen dem Entoderm entstammen (solide Tentakelaxen der Hydroiden). Bezüglich des Mesoderms könnte man an die Abfaltung der Cölomsäcke bei den Echinodermen oder bei Sagitta erinnern. Wir verkennen aber nicht, dass solchen vergleichenden Betrachtungen wirkliche Beweiskraft nicht zuerkannt werden kann.

Auf viel sicherer Grundlage stehen wir bezüglich der Herleitung der Chorda und Mesodermanlage bei den Ascidien. Zwar haben auch hier bis vor kurzem ähnliche Willkürlichkeiten der Abgrenzung der beiden primären Keimblätter eine gewisse Rolle gespielt, wie bei Amphioxus. Dahin ist es zu rechnen, dass Castle von zwei den Blastoporus umsäumenden Anlagezonen den äusseren oder neuromusculären Anlagenring noch zum primären Ectoderm rechnet, während er den inneren Ring (die Anlage von Chorda und Mesenchym) dem Entoderm zuzählt. Wenn also auch hier die Abgrenzung der beiden primären Keimblätter gegen einander eine Sache der Willkür ist, so können wir doch nach den Untersuchungen von Conklin eines mit Sicherheit aussprechen: die 4 animalen Blastomeren des Stadiums 8 liefern die Epidermis der Larve und einen Theil der Neuralplatte, die vegetativen Blastomeren dagegen enthalten die Anlage des Mitteldarms, des Mesoderms, der Chorda und des hinteren Theils der Neuralplatte. Es hat also hier bereits mit dem Auftreten der dritten Furche eine scharfe Anlagensonderung Platz gegriffen, indem das Ectoderm auf die animale, das Entomesoderm und die Chordaanlage auf die vegetative Hälfte beschränkt wurden. Nur die Neuralplattenanlage gehört noch beiden Hemisphären an. Will man die letztere dem Ectoderm zurechnen — was aber streng genommen schon arbiträr ist — so könnte man sagen, die Ectodermanlage umfasst im Stadium 8 die ganze animale Hälfte des Keimes und greift in der anterodorsalen Region ein wenig über den Aequator in die vegetative Hälfte hinüber.

Diese einleitenden Bemerkungen mögen nicht als überflüssig erscheinen. Sie sollen zeigen, in welcher Weise nach unserer Ansicht die Amphioxus- und die Ascidien-Entwicklung, die jede in ihrer Art an gewissen Einseitigkeiten leidet, für das Verständniss der Entwicklungsweise der Chordaten zu verwerthen ist. Beide gemeinsam können uns ein gewisses Schema liefern, welches die so vielfach secundär veränderte Entwicklung der Vertebraten aufzuklären dienen kann. Wenn wir uns jetzt der specielleren Darstellung der Keimblätterbildung bei Amphioxus zuwenden, so werden wir uns bemühen, das Thatsächliche der ermittelten Vorgänge in den Vordergrund zu stellen und von Willkürlichkeiten der Deutung nach Möglichkeit abzusehen.

Unsere Kenntniss bezüglich der Keimblätterbildung von Amphioxus gründet sich auf eine Reihe von Untersuchungen, von KOWALEVSKY (1867) und HATSCHEK (1881) angefangen bis auf die neuesten von CERFONTAINE (1906) und MAC BRIDE (1909). Auf HATSCHEK folgten zunächst die Mittheilungen LWOFF's (1892, 1894), die sich dahin zusammenfassen lassen, dass an der Gastrulation von Amphioxus die rascher sich theilenden ectodermalen Zellen besonders activ sich betheiligen und dass der Gastrulationsvorgang eigentlich aus zwei Processen bestehe: 1) der Einstülpung der Entodermplatte und 2) einem an der dorsalen Blastoporuslippe sich geltend machenden Umschlagungsprocesse des Ectoderms. Aus dieser secundär eingestülpten Ectodermpartie bildet sich das Dach (die dorsale Wand des Archenterons) und sonach die Chordaanlage und wenigstens zum Theil die Mesodermanlage. Die Keimblätterbildung von Amphioxus wurde hierauf von einer Reihe von Forschern untersucht: von SOBOTTA (1897), KLAATSCH (1898), MAC BRIDE (1898) und SAMASSA (1898), während die Mittheilungen von EISMOND (1894) und GARBOWSKI (1898) mehr theoretisch speculativer Natur sind. Alle die genannten Untersuchungen, wie auch die späteren von MORGAN and HAZEN (1900), beschäftigen sich zum Theil mit den durch LWOFF's Auftreten angeregten Fragen, mit der Orientirung und den Axenverhältnissen des Keimes und mit der Art des Verschlusses des Blastoporus, resp. mit der Frage nach dem Vorkommen einer sogenannten Concrescenz. Unsere Darstellung gründet sich vornehmlich auf die eingehenden und erschöpfenden Beobachtungen CERFONTAINES, wobei wir bezüglich der Terminologie noch einige Bemerkungen vorausschicken möchten.

CERFONTAINE bezeichnet die Versenkung der entodermalen Platte bei Amphioxus als „Epibolie". Nach unserer Ansicht handelt es sich hier um eine missbräuchliche Verwendung dieses Ausdruckes. Von einer echten Epibolie, wie sie bei Ctenophoren, ferner bei vielen Anneliden und Mollusken zu beobachten ist und die sich als ein Umwachsungsprocess der Macromeren von Seiten einer hauben- oder kappenförmigen Ectodermschicht kennzeichnet, kann bei Amphioxus nicht die Rede sein. Auch bei der Keimblätterbildung der Vertebraten, der Holoblastier sowohl als der Meroblastier, treten Processe echter Epibolie mehr in den Hintergrund. Die Keimblätterbildung der Chordaten folgt ihren eigenen Gesetzen. Auch bei den dotterreichen Vertebrateneiern handelt es sich mehr um eine versteckte Art der Invagination unter gleichzeitiger Verschluckung eines grossen Dotterklumpens. Es muss ja nicht jeder Verlagerungsprocess, bei welchem dotterreiche Entodermzellen ins Innere des Keimes gerathen, deshalb schon eine Epibolie sein, da der Natur verschiedene Arten der Verlagerung zu Gebote stehen. Wenigstens hiesse es den Terminus „Epibolie" seiner präcisen Fassung entkleiden, wenn man in den hier herangezogenen Fällen von einer solchen sprechen wollte.

Ferner noch ein zunächst einfach zu statuirendes und vielleicht etwas subjectiv erscheinendes Bekenntniss. Für uns ist der zweischichtige Keim von Amphioxus eine Gastrula pure et simple. Es liegen nicht genügende Ursachen vor, welche uns nöthigen würden, in diesen einfachen Einstülpungsprocess alles Mögliche hineinzugeheimnissen und Schwierigkeiten zu suchen, wo in Wirklichkeit keine

vorliegen. Wenngleich der Gastrula von Amphioxus gewisse Eigenthümlichkeiten anhaften, so sind dieselben doch nicht so weitgehend, dass sie uns zwingen würden, an einer Homologie dieses zweischichtigen Keimes mit ähnlichen, durch Invagination entstandenen Gastrulaformen vieler wirbelloser Thiere zu zweifeln. Für uns ist sonach die ganze durch Einstülpung ins Innere verlagerte Keimesschicht das primäre Entoderm, die äussere Schicht, das Ectoderm und der Umschlagsrand beider Schichten soll als Blastoporus bezeichnet und der gleichwertigen Bildung an den Keimen der Evertebraten homologisirt werden. Es handelt sich, wie wir früher (p. 418) ausgeführt haben, hierbei wesentlich um eine „question de terminologie". Nach dem, was wir früher über die Schwierigkeit der Abgrenzung bestimmter Keimesbezirke an der Blastula von Amphioxus ausgeführt haben, wird die von uns gewählte Bezeichnungsweise mindestens als ebenso gerechtfertigt erscheinen, als irgend eine andere, ihr gegenüberstehende.

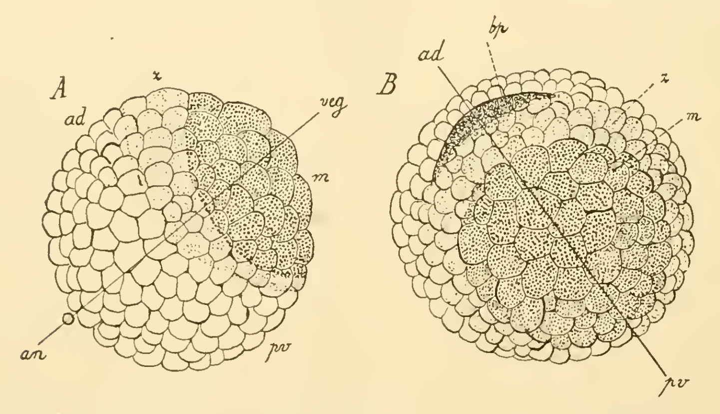


Fig. 288. Ungefähres Schema, darstellend, wie man sich die Vertheilung organbildender Bezirke bei Amphioxus nach den Untersuchungen von CERFONTAINE zu denken hat. In Wirklichkeit sind derartige Zonen durch histologische Differenzen nicht angedeutet.

A Blastulastadium von der linken Seite gesehen. *B* Stadium beginnender Gastrulation in der Ansicht vom vegetativen Pole.

ad anterodorsale, *pv* posteroventrale Seite des Keimes; *an* animaler, *veg* vegetativer Pol; *bp* Blastoporus, *z* Uebergangszone (Anlage von Chorda und Mesoderm, fein punktirt), *m* Mitteldarmanlage (grob punktirt).

Die Linie *an—veg* in Fig. *A* bezeichnet die primäre Eiaxe, die Linie *ad—pv* in Fig. *B* kennzeichnet die Lage der Medianebene.

Eine wichtige Thatsache muss aber sofort hervorgehoben werden, und hierin ist vielleicht das concrete Ergebniss der durch LWOFF's Untersuchungen angeregten Bewegung zu erblicken. Die durch Einstülpung bei Amphioxus ins Innere zu versenkende Epithelschicht besteht aus zwei nicht scharf gegen einander abgesetzten Partien: 1) eine centrale, aus grossen dotterreichen Zellen bestehende Scheibe (*m* in Fig. 288), welche bei der Einstülpung sich verhältnissmässig passiv benimmt, ja ihr sogar einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen scheint. Aus ihr geht später hauptsächlich die Auskleidung des Darmrohres hervor, und 2) eine die genannte centrale Partie ringförmig umgebende Zone (*z* in Fig. 288) kleinerer, an Dotter-

körnchen ärmerer Zellen, welche dem Aussehen nach den Ectodermzellen ähnlich sind und sich an dem Einstülpungsprocess besonders activ betheiligen. In dieser Uebergangszone, welche zwischen den Keimesbezirken der vegetativen und der animalen Sphäre vermittelnd eingeschoben ist, finden sich während des Einstülpungsprocesses als Zeichen besonderer Wachsthumsactivität zahlreiche Mitosen. Aus ihr ist die Chorda- und die Mesodermanlage herzuleiten. Da der Blastoporus an der Dorsalseite des Embryos zum Verschlusse kommt, so wird diese ringförmige Uebergangszone nach erfolgter Einstülpung und vollzogenem Verschluss des Blastoporus das Dach oder die dorsale Wand des Urdarms liefern.

Wir haben sonach an der einzustülpenden Platte zwei Partien, eine centrale Mitteldarmanlage und eine sie ringförmig umkreisende Chorda-Mesodermanlage zu unterscheiden. Es steht dies Ergebniss in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ermittelungen an den Ascidien-Embryonen. Der Chorda-Mesodermring ist nun bei Amphioxus an der Ausbildung der Invagination besonders activ betheiligt. Wichtig zum Verständniss des Folgenden ist noch die Thatsache, dass diese ringförmige Anlage nicht überall von gleicher Mächtigkeit ist. Sie ist im Bereiche der anterodorsalen Hälfte der Blastula, also an der gleichen Stelle, an welcher später die dorsale (richtiger anterodorsale) Urmundlippe (*bp* in Fig. 288 *B*) zur Entwicklung kommt, am breitesten, nimmt von hier gegen die Seiten und nach hinten zu immer mehr ab und ist im Bereiche der posteroventralen Urmundlippe am schwächsten entwickelt. Auch der Einstülpungsprocess vollzieht sich im Bereiche dieser ringförmigen Anlage nicht gleichzeitig. Er beginnt zunächst in der anterodorsalen Hälfte des Keimes, also an der Stelle, an welcher die ringförmige Anlage am mächtigsten ist, breitet sich von hier aus seitlich aus und kommt in den posteroventralen Hälfte ganz spät zum Abschluss. Wie wir gesehen haben (p. 247), sind die Verhältnisse der Entodermeinstülpung bei den Amphibien den hier für Amphioxus geschilderten direct zu vergleichen. Wir haben dort nur zu berücksichtigen, dass jene centrale Partie, welche bei Amphioxus als Mitteldarmplatte bezeichnet werden kann, bei den Amphibien durch eine solide vielschichtige, dotterreiche Entodermzellmasse ersetzt ist.

Nicht unerhebliche Schwierigkeiten hat die Orientirung des Gastrulastadiums bereitet. Eine Reihe von Autoren, von Kowalevsky angefangen bis auf unsere Zeiten, hat daran festgehalten, dass die vom animalen zum vegetativen Pole gehende Axe der Blastula (die primäre Eiaxe, resp. die Furchungsaxe), welche später zur Hauptaxe der Gastrula wird, schliesslich der Körperlängsaxe des Embryos entspreche. In diesem Falle wäre der Blastoporus direct nach hinten gerichtet und man müsste dann wohl — wie dies auch manche Autoren angenommen haben — die fortschreitende Verengerung des Blastoporus auf eine von allen Seiten mehr gleichmässige Zusammenziehung seiner Ränder beziehen. Dagegen mochten zu einer gewissen Zeit wohl manche Forscher geneigt sein, im Sinne der Concreszenztheorie auch für Amphioxus einen spaltförmigen Verschluss des Blastoporus, eine der ganzen Länge des Rückens entsprechende Verwachsungsnaht (Gastrularaphe) anzuerkennen. Man müsste dann dem Blastoporus eine rein dorsale Lage zuerkennen. Die primäre Eiaxe,

welche zur Blastula- und Gastrulaaxe wird, würde dann zur späteren Längsaxe senkrecht gestellt sein; der animale Pol entspräche der Mitte der Bauchseite des Embryos, der vegetative Pol der Mitte des Rückens. Aehnliche Ueberlegungen haben ja auch bei der Orientirung des Amphibien-Embryos eine Zeit lang eine gewisse Rolle gespielt. Für Amphioxus hat bereits Hatschek das richtige, durch die neueren Untersuchungen von Cerfontaine mit aller wünschenswerthen Genauigkeit festgestellte Verhältniss erkannt. Demnach nimmt die primäre Eiaxe (die Axe des Blastula- und der anfänglichen Gastrulastadien) gegen die spätere Längsaxe eine schräge, im spitzen Winkel geneigte Lage ein, derart, dass der animale Pol einem nach vorne gerückten Punkte der Ventralfläche des später sich entwickelnden Embryos, der vegetative Pol einem mehr nach hinten gerückten Punkte der Dorsalseite entspricht. Für die exacte Constatirung dieser Verhältnisse bietet der zweite Richtungskörper, welchen Cerfontaine vielfach noch an späteren Gastrulastadien erhalten fand, einen wünschenswerthen Anhaltspunkt. Er markirt uns die Lage des animalen Poles. Schwieriger ist die Lage des vegetativen Poles exact festzustellen. Im Blastulastadium und in den ersten Stadien der Gastrulation, so lange der Keim noch die ursprünglich sphärische oder doch halbkugelige Gestalt besitzt, kann man die Primäraxe construiren, indem man den animalen Pol durch eine Linie mit dem Mittelpunkte des ganzen Keimes verbindet. Bei den späteren Gastrulastadien hat aber bereits das Längenwachsthum des Embryos eingesetzt. Es ist hier durch einseitige Zellproliferation bereits ein Körperabschnitt hinzugebildet worden, der in den ersten Gastrulastadien noch gar nicht vorhanden war, und dieser Factor, der nicht übersehen werden darf, giebt der Bestimmung der Lage des vegetativen Poles eine gewisse Unsicherheit, da wir nicht wissen, inwieweit die Umformung der Gastrula aus einem halbsphärischen in ein langgestrecktes Gebilde auf eine gleichmässige Dehnung aller Partien ihrer Wand oder aber auf einseitigem Auswachsen der posteroventralen Körperhälfte (der Gegend des späteren Canalis neuroentericus) beruht, was vielleicht das Wahrscheinlichere sein mag. Von diesen, vorläufig nicht zu überwindenden Unsicherheiten wollen wir derzeit absehen. Wir haben die hier dargelegte Orientirung der ersten Stadien des Amphioxus-Embryos, Cerfontaine folgend, den Abbildungen über die Furchung von Amphioxus (Fig. 9—11, p. 27—30) zu Grunde gelegt und werden sie auch bei unserer Darstellung der Gastrulation beibehalten. Der Blastoporus hat sonach eine dorsale, schräg nach hinten abfallende Richtung, d. h. seine Oeffnung sieht nach der Dorsalseite, aber die vordere Blastoporuslippe (die anterodorsale) liegt höher, als die hintere (posteroventrale), vgl. Fig. 291. Es sei hier erwähnt, dass die gleiche Art der Orientirung auch für die Tunicaten anzunehmen ist, allerdings mit gewissen, für die ersten Stadien geltenden und später namhaft zu machenden Einschränkungen und dass nach neueren Untersuchungen, unter denen wir uns vor Allem auf die exacten Feststellungen von Kopsch zu beziehen haben, dieselbe auch für den Amphibien-Keim anzunehmen ist.

Das Ei von Amphioxus (Fig. 289), ja bereits die Ovocyte I. Ordnung, gehört dem telolecithalen Typus an. Es besitzt, wie wir oben p. 27 u. ff. ausgeführt haben, eine grössere Nahrungsdotter-

anhäufung in der vegetativen Hälfte. Aber das ideale Centrum, der Mittelpunkt dieser Dottermasse, fällt nicht in die primäre Eiaxe, sondern ist gegen die posteroventrale Seite verschoben, und hierin ist die bilateral-symmetrische Substanzvertheilung in der Ovocyte gegeben. Das Amphioxusei ist also (und das Gleiche gilt für alle Chordaten) nach zwei Richtungen telolecithal: 1) in der Richtung vom animalen nach dem vegetativen Pole und 2) in der Richtung vom anterodorsalen nach dem posteroventralen Eipole. Die letzteren beiden Punkte findet man, wenn man die Schnittpunkte bestimmt, welche der Aequator des Eies mit der Medianebene bildet. Man kann sonach sagen: das Ei des Amphioxus besitzt eine plasmareichere animale und eine dotterreichere vegetative Hemisphäre. Es hat aber auch eine plasmareichere anterodorsale und eine dotterreichere posteroventrale Hemisphäre. Besser als durch Beschreibungen wird das Verhältniss aus der Abbildung Fig. 289 klar werden. Dementsprechend zeigt auch der Furchungstypus von allem Anfange an deutliche Bilateraltendenz. Im Allgemeinen sind die Blastomeren der anterodorsalen Hälfte etwas kleiner und plasmareicher als die der posteroventralen Hälfte, und sie haben auch die Neigung, in der Theilung etwas vorauszueilen. Die Unterschiede sind nicht sehr beträchtlich, aber sie sind deutlich zu erkennen.

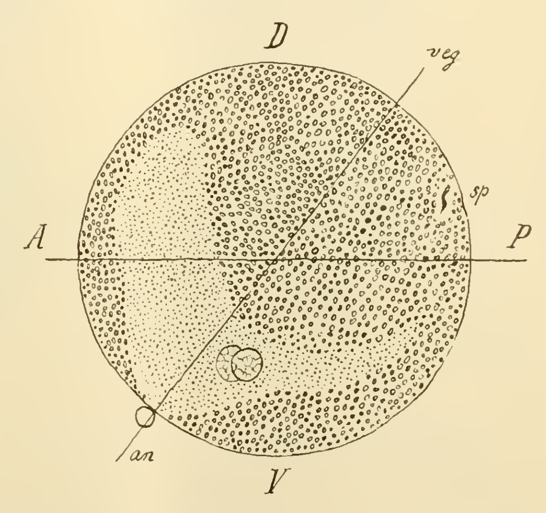


Fig. 289. Ei von Amphioxus im schematischen Medianschnitt. (Nach Cerfontaine.)

Man erkennt im Inneren die beiden Copulationskerne in einer plasmatischen Substanz, die sich in mächtiger Ausdehnung gegen *A* erstreckt. Der animale Pol durch den zweiten Richtungskörper gekennzeichnet.

A vorn, *P* hinten, *D* dorsal, *V* ventral, *an* animaler Pol, *veg* vegetativer Pol der Eiaxe, *sp* ein Rest des Spermatozoons.

Auch an dem Blastulastadium von Amphioxus ist dieser bilaterale Keimesbau noch erhalten. Die Blastula — eine typische Coeloblastula, die wir nicht weiter schildern, weil ihre Abbildung durch alle Lehrbücher geht (vgl. Fig. 1, p. 10 u. Fig. 290 *A*) — lässt frühzeitig eine Abflachung im Bereiche ihrer grösseren, dotterreichen, vegetativen Zellen erkennen. Achtet man auf die Grösse der Zellen in einem und demselben Horizonte, beispielsweise im Aequator der Kugel, so erkennt man, dass sie an einer Seite (der anterodorsalen) kleiner und an der gegenüberliegenden (der posteroventralen) grösser sind. Dazwischen finden sich alle Uebergänge (vgl. Fig. 290 *A*). An späteren Blastulastadien ist die Abflachung der vegetativen Partie des Keimes noch deutlicher geworden (Fig. 290 *B*), und Cerfontaine findet in Uebereinstimmung mit Lwoff an jener Stelle, an welcher die

abgeflachte Scheibe dotterreicher Entodermzellen an der anterodorsalen Seite in das Ectoderm übergeht, eine merkwürdige Auflockerung des epithelialen Gefüges, welche auf zahlreiche, in dieser Region ablaufende Zelltheilungen zu beziehen ist. Es entspricht diese Region der Stelle, an welcher unsere sogenannte Uebergangszone am breitesten ist (also der Lage des Buchstaben *z* in unserem Schema Fig. 288 *A*). Hier macht sich die erste Einbuchtung geltend (Fig. 290 *C*), also nicht in der Mitte der Entodermplatte. Letztere scheint vielmehr der Einstülpung einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen und wird später, wenn die Einbuchtung tiefer geworden ist und sich von der

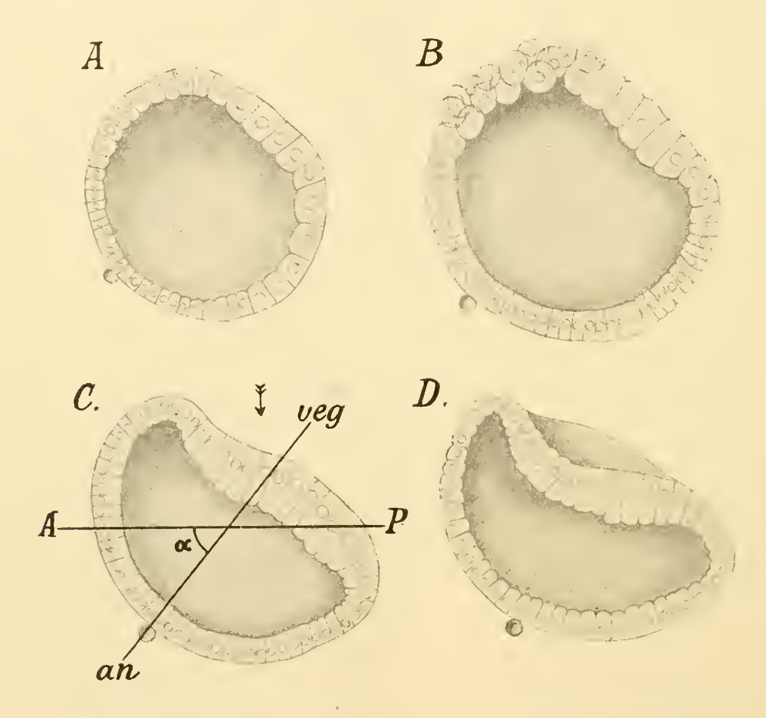


Fig. 290. Erste Stadien der Gastrulation von Amphioxus im Medianschnitte. (Nach CERFONTAINE.) Orientirung wie in Fig. 289.

A und *B* Blastula mit abgeflachter vegetativer Hälfte; in *B* die Zellen des anterodorsalen Randes aufgelockert. *C* beginnende Einstülpung in der Nähe des anterodorsalen Randes. Der Winkel α von der Eiaxe mit der antero-posterioren Axe der Larve gebildet. *D* Späteres Stadium der fortschreitenden Einstülpung.

an animaler, *veg* vegetativer Pol; *A* vorn, *P* hinten (in Fig. *C*).

anterodorsalen Region nach den lateralen Partien des Keimes ausgebreitet hat, mehr passiv mit in die Tiefe gezogen. Die Fig. 291 *A* u. *B* zeigen, wie die Einstülpung fortschreitet und gleichzeitig das Blastocöl immer mehr und mehr verdrängt wird. Die letzten Reste des Blastocöls erhalten sich im Bereiche der posteroventralen Urmundlippe (vgl. Fig. 291 *B* u. Fig. 292), bis sie auch dort verdrängt werden und die beiden Keimesschichten (Ectoderm und Entoderm) überall dicht an einander liegen (Fig. 291 *C* u. *D*). Inzwischen beginnt die Gastrula sich in der Richtung der späteren Längsaxe zu

strecken, der verengte Blastoporus wird immer mehr nach hinten verlagert (Fig. 291 *D*), die Rückenseite ist — wie dies schon Hatschek für die späteren Gastrulastadien angab — durch grössere Abflachung,

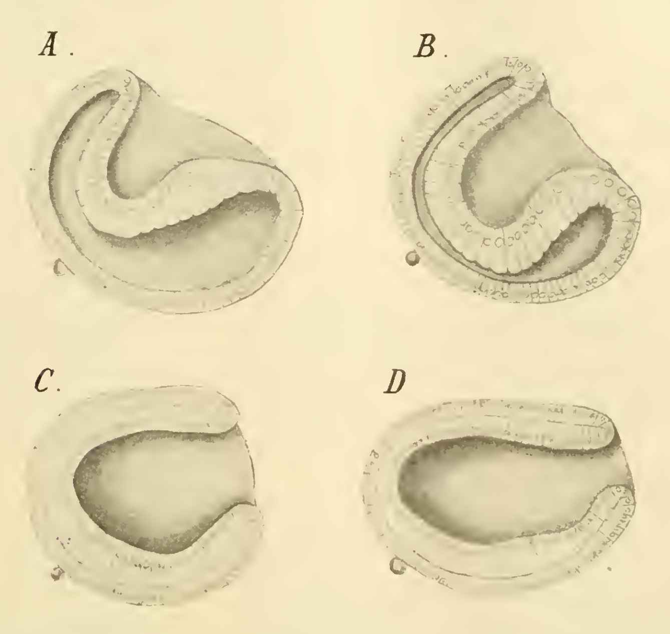


Fig. 291. Spätere Stadien der Gastrulation von Amphioxus im Medianschnitt. (Nach Cerfontaine.)
In *A* und *B* allmähliche Verdrängung des Blastocöls, das sich im Bereiche der posteroventralen Urmundlippe am längsten erhält. In *C* und *D* Verengerung des Blastoporus und Längenstreckung des Embryos.

die Bauchseite durch stärkere Vorwölbung gekennzeichnet (Fig. 292). Es sei erwähnt, dass die fortschreitende Vertiefung der Einstülpung hauptsächlich der Activität der Zellen der Uebergangszone zuzuschreiben ist, deren Thätigkeit zuerst, wie wir gesehen haben, im Bereiche der anterodorsalen Urmundlippe beginnt, sich später auf die rechte und linke Urmundlippe fortsetzt und schliesslich auch im Bereiche der posteroventralen Lippe zu erkennen ist. Die Wand des Urdarms zeigt dementsprechend eine characteristische Zusammensetzung aus Zellen verschiedener Art (Fig. 292). Der Fundus des Urdarms, d. h. seine ventralen und seitlichen Partien, welche später das Darmrohr liefern, besteht aus grösseren, an Dotterkörnchen reicheren Zellen. Sie entsprechen der eingestülpten Mitteldarmplatte. Dagegen sind alle jene Theile des Urdarms, welche aus der eingestülpten Uebergangszone hervorgegangen sind, nämlich seine dorsale

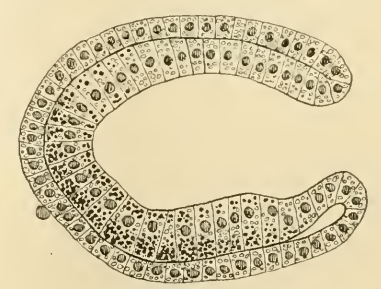


Fig. 292. Späteres Gastrulastadium von Amphioxus im Medianschnitte. (Nach Cerfontaine.)

Wand und ein den Blastoporus innen rings umziehender Zellring, aus kleineren und an Dotterkörnchen ärmeren Zellen zusammengesetzt, welche also in dieser Hinsicht den Ectodermzellen einigermassen ähnlich werden. Das berechtigt uns natürlich noch keineswegs, sie — wie Lwoff wollte — als Ectoderm in Anspruch zu nehmen. Sie sind von den echten Ectodermzellen immer noch einigermassen different, wie aus einer Betrachtung der Schnitte von Cerfontaine (Fig. 292) zu ersehen ist, und im Allgemeinen muss ausgesprochen werden, dass derartige histologische Nuancen für die Zuordnung einer Zellengruppe zu einem bestimmten Keimblatt nicht in Betracht kommen.

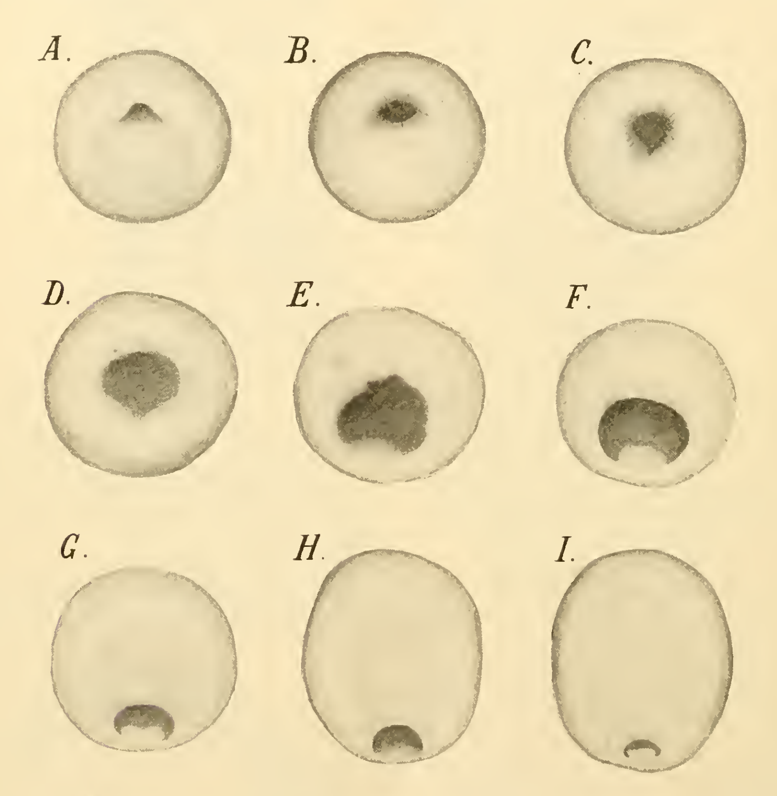


Fig. 293. Embryonen von Amphioxus in verschiedenen Stadien der Gastrulation in der Ansicht von der Dorsalseite (in der Richtung des Pfeiles in Fig. 290 *C* gezeichnet). (Nach Cerfontaine.)

A Beginnende Einstülpung in der anterodorsalen Region, *B* Einstülpung vertieft, *C* und *D* die Einstülpung schreitet besonders in der Medianzone nach hinten fort, *E* und *F* Einstülpung erweitert, Vorrücken des anterodorsalen Umschlagsrandes, *G*, *H*, und *I* Verengerung der Oeffnung durch Vorrücken des anterodorsalen Randes unter Heranziehung der lateralen Randpartien. Streckung des Embryos.

Von besonderer Wichtigkeit ist eine genaue Verfolgung der Gestalt- und Lageveränderungen des Blastoporus, über welche uns die Abbildungen der Fig. 293 nach Cerfontaine Aufschluss geben. Diese stellen Oberflächenansichten des Keimes in der Ansicht von der dorsalen Seite, also in der Richtung des Pfeiles in Fig. 290 *C* dar. Die

erste Fig. 293 *A* stellt eine Dorsalansicht zur Zeit des ersten Auftretens der Einstülpung, also etwa unserem Medianschnitt Fig. 290 *C* entsprechend dar. Man erkennt eine schwache, excentrisch am Rande des abgeflachten Feldes liegende halbmondförmige Einsenkung, welche nur an ihrem vorderen (anterodorsalen) Rande einigermassen scharf begrenzt ist. Später wird diese Einsenkung weiter und ringsum scharf umschrieben (Fig. 293 *B*). Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass ihr anterodorsaler Rand sich dem Vorderende des Embryos etwas genähert hat. Die anterodorsale Urmundlippe rückt also bei ihrem ersten Auftreten etwas nach vorn, während sie in den späteren Stadien stetig in der Richtung nach hinten fortschreitet. Diese Verschiebung nach vorn ist auf die allgemeine Erweiterung des Umkreises der Einstülpung zu beziehen. Später gewinnt die Oeffnung, die sich immer mehr erweitert, einen dreieckigen oder herzförmigen Umriss (Fig. 293 *C* und *D*). In noch späteren Stadien, wenn sich die Einstülpung in den hinteren Partien immer mehr ausbreitet und vertieft, wandert die anterodorsale Urmundlippe in derselben Richtung (Fig. 293 *E* und *F*), also nach hinten, nach und bildet auf diese Weise die Decke über die eingestülpten Partien. Zum Schluss (Fig. 293 *G*, *H*, *I*) setzt die Verengerung des Blastoporus ein, von dem sich nun nur noch eine kleine Oeffnung am hinteren Ende des nun schon langgestreckten Embryos erhält. Wir haben, wenn wir diese Bilder überblicken, zunächst den Eindruck einer Wanderung der Einstülpungsöffnung in der Richtung von vorn nach hinten. Richtiger werden wir aber das Verhältniss vielleicht in der Weise darstellen, dass wir sagen: die in den verschiedenen Bildern (Fig. 293 *A* bis *I*) erkennbaren Einstülpungsöffnungen sind nicht mit einander identisch. Sie repräsentiren nur die verschiedenen Theile einer in den aufeinanderfolgenden Zeiten zur Entwicklung und zum Verschlusse kommenden continuirlichen Einsenkung. Anfangs (Fig. 293 *A*) sind nur die vordersten Partien dieser Einsenkung ausgebildet. Später, wenn die Einsenkung die mittleren Partien der Entodermplatte erfasst hat (Fig. 293 *D* bis *F*), sind die vorderen Theile der Einstülpungsöffnung durch Vorwachsen der anterodorsalen Urmundlippe unter gleichzeitiger entsprechender Heranziehung der lateralen Partien der Lippe bereits zum Verschluss gekommen. Schliesslich (Fig. 293 *G*, *H*, *I*) etablirt sich die Einstülpung in der hintersten Region der Entodermplatte, während der Verschluss des Blastoporus bereits auch in der mittleren Partie zu Stande gekommen ist. Würden wir alle diese Einsenkungsprocesse gleichzeitig vor sich gehen sehen, so würden wir einen grossen, über eine beträchtliche Partie der dorsalen Region von vorn nach hinten sich erstreckenden Blastoporus (vgl. das Schema Fig. 295 *A*) erblicken, und wir würden vermuthlich erkennen, dass ein Verschluss durch Aneinanderfügen der lateralen Ränder zu Stande kommt oder doch wesentlich auf eine in dieser Richtung sich vollziehende Materialverschiebung zurückzuführen ist. Statt dessen sehen wir von diesem Einstülpungsvorgang und dem Vorgang des Blastoporusschlusses immer nur einen Theil, der gerade dem betreffenden Zeitpunkte des gesammten Processes entspricht.

Ungemein lehrreich ist ein von Cerfontaine entworfenes graphisches Schema (Fig. 294), in welchem die Umrisse der Embryonen verschiedener Stadien und die Umrisse des Blastoporus in den betreffenden Zeitpunkten übereinander gezeichnet erscheinen, wobei der Vorderrand des Keimes als Fixpunkt angenommen wurde. Was den

äusseren Umriss anbelangt, so erkennen wir, dass der kreisförmige Umriss (*A*) während der Gastrulation lange Zeit erhalten bleibt und dass eine Streckung der Gastrula erst in den späteren Stadien eintritt. An den Umrissen des Blastoporus ist wahrzunehmen, dass die anterodorsale Lippe zuerst gebildet wird (*1*), dass sie dann etwas nach vorn rückt, aber bald im späteren Verlaufe stetig nach hinten wandert. Ueberhaupt giebt das Schema über die Lageveränderungen des Blastoporus ein ungemein anschauliches Bild.

Bezüglich der Art des Verschlusses des Blastoporus bei Amphioxus ist Folgendes auszusprechen. Von dem Momente, in welchem der Blastoporus ad maximum erweitert ist (etwa im Stadium der Fig. 293 *E*), bis zu dem Augenblicke, wo er als ein kleiner Porus am Hinterende des Embryos erscheint, behält er immer seinen kreisrunden oder ellipsoidischen Umriss. Nirgends eine Spur von einer Ausbuchtung oder Kerbe. Keine Andeutung von einer dorsomedianen Verwachsungsnaht. Der erste Eindruck, den wir gewinnen, ist der, dass der Blastoporus durch allseitige Zusammenziehung seiner Ränder,

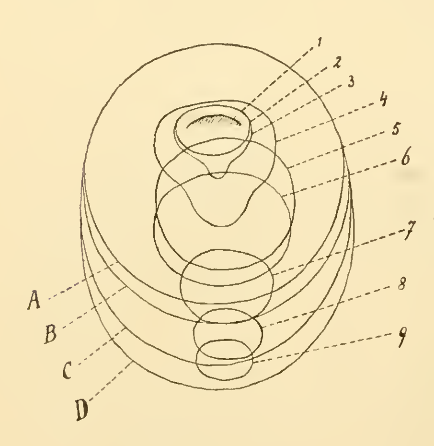


Fig. 294. Umrisse verschiedener Stadien der Gastrulation in Dorsalansicht, über einander gezeichnet. Das vordere Körperende als Fixpunkt angenommen. Schema zur Darstellung der Gestalt und Lageveränderung des Blastoporus von Amphioxus. (Nach CERFONTAINE.)

A Körperumriss von Fig. 293 *A* bis *F*, *B* Körperumriss von Fig. 293 *G*, *C* Körperumriss von Fig. 293 *H*, *D* Körperumriss von Fig. 293 *I*.

1 Urmundumriss von Fig. 293 *A*
2 ,, ,, ,, ,, *B*
3 ,, ,, ,, ,, *C*
4 ,, ,, ,, ,, *D*
5 ,, ,, ,, ,, *E*
6 ,, ,, ,, ,, *F*
7 ,, ,, ,, ,, *G*
8 ,, ,, ,, ,, *H*
9 ,, ,, ,, ,, *I*

wie ein gespannter Gummiring, dessen Spannung nachlässt, auf einen geringeren Umfang gebracht wird. Anders wird die Sachlage, wenn wir jenen grossen idealen Blastoporus (Schema Fig. 295 *A*), der durch Vereinigung aller in Fig. 294 eingezeichneten Umkreise entstanden gedacht werden kann, ins Auge fassen. Dann ergiebt sich für uns Folgendes: die hintere (richtiger posteroventrale) Urmundlippe nimmt an der Verengerung des Blastoporus verhältnissmässig geringen Antheil. Sie kann als ziemlich stationär betrachtet werden. Wir kommen auf ihr Verhalten noch später zurück. Dann könnte vielleicht die Verengerung des Blastoporus auf einen einseitigen Vorwachsen der vorderen (anterodorsalen) Urmundlippe beruhen (also im Sinne des Pfeiles in Fig. 295 *B*), während die lateralen Urmundlippen stationär bleiben. In der That scheint ja die Wachsthumsactivität der anterodorsalen Urmundlippe eine beträchtliche zu sein. In diesem Falle würden wir erwarten, dass der Blastoporus im Sinne der Fig. 295 *B* eine rechte und linke nach vorn gerichtete Kerbe erkennen lassen würde, ja wir müssten wohl auch zwei den punktirten Linien in der genannten Figur entsprechende Verwachsungsnähte erkennen. Davon

ist nichts zu bemerken. Die zweite Möglichkeit wäre darin zu erblicken, dass auch die vordere Urmundlippe mehr oder weniger stationär bliebe, und dass die Verengerung des Blastoporus durch Gegeneinanderwachsen der lateralen Ränder im Sinne der Pfeile in Fig. 295 *C* erfolgte. Dann würden wir eine dorsomediane Verwachsungsnaht (entsprechend der punktirten Linie in Fig. 295 *C*) und eine mediane, auf dieselbe hinziehende Kerbe des Blastoporusrandes erwarten. Auch davon ist nichts zu erkennen. So bleibt dann nur die dritte Möglichkeit: der Blastoporus schliesst sich von vorn nach hinten durch gleichmässiges Vorwachsen aller drei in Betracht kommenden Ränder, durch eine continuirlich erfolgende Zusammenziehung der anterodorsalen und der beiden lateralen Randpartien. Wenn wir aber die langgestreckte Gestalt des Blastoporus in Fig. 295 *A* in Betracht ziehen, so werden wir den Schluss ziehen müssen, dass — wir mögen die Wachsthumsactivität der anterodorsalen Urmundlippe so hoch wie immer veranschlagen — der Verschluss des gesammten Blastoporus doch im Wesentlichen auf ein Zusammenrücken seiner beiden lateralen Ränder zurückzuführen ist. Man wird vielleicht dem Verhalten in der Weise am

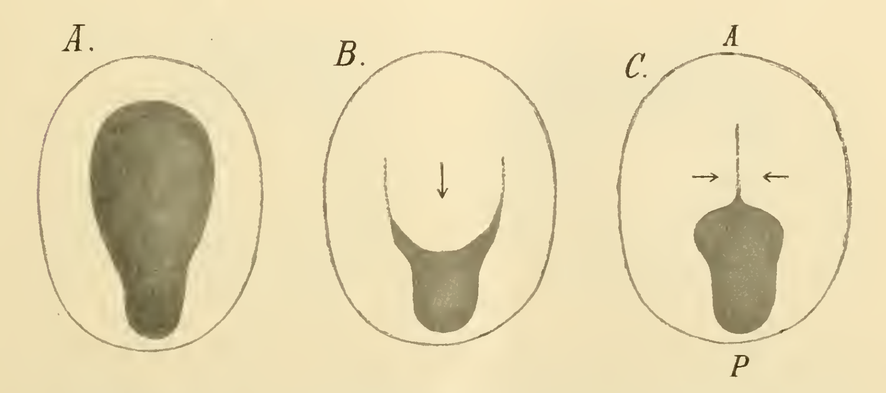


Fig. 295. *A* bis *C* drei Schemen zur Verdeutlichung unserer Ansichten bezüglich der Art des Urmundverschlusses bei Amphioxus.

A Umriss des Blastoporus, wie er sich durch Vereinigung der bei Amphioxus zeitlich auf einander folgenden Bilder ergibt. Vgl. Fig. 294.

B Verschluss durch Vorwachsen der anterodorsalen Urmundlippe.

C Verschluss durch Verwachsung der lateralen Urmundlippen.

A (in Fig. *C*) vorderer Pol, *P* hinterer Pol der Körperlängsaxe.

nächsten kommen, dass man sagt, in den ersten Stadien des Urmundschlusses tritt ein Vorwachsen des anterodorsalen Randes, in den späteren Stadien ein lateraler Urmundschluss mehr in den Vordergrund.

Die vorstehenden Ueberlegungen erscheinen uns als durchaus unanfechtbar und wir stimmen in dieser Hinsicht mit Cerfontaine vollkommen überein. Die beim Verschlusse des Blastoporus von Amphioxus vor sich gehenden Materialverschiebungen sind derartige, dass das in den Blastoporusrändern deponirte Anlagenmaterial in einer dorsomedian verlaufenden Linie zur Vereinigung kommt, also im Sinne des Schemas Fig. 295 *C*, wenigstens insoweit es sich um die späteren Stadien des Blastoporusverschlusses und um die Proliferation neuen Anlagenmaterials aus der Region des Canalis

neuroentericus handelt. Die dorsomedian gelegenen Anlagen, welche hier in Frage kommen, sind die der Neuralplatte und der Chorda dorsalis. Wir werden also durch Verfolgung der bei der Verengerung und Verlagerung des Blastoporus von Amphioxus vor sich gehenden Veränderungen zu den Vorstellungen der sogenannten Concrescenztheorie geführt und können sagen: die beim Verschlusse des Blastoporus von Amphioxus in den späteren Stadien vor sich gehenden Materialverschiebungen sind derartige, wie wenn der Blastoporus durch eine Verwachsung seiner seitlichen Ränder in einer dorsomedian gelegenen Verwachsungsnaht zum Verschlusse käme. Schon HATSCHEK hat sich mit Recht in diesem Sinne ausgesprochen.

Es liegen sonach die Anlagen derjenigen Organe, welche an der Dorsalseite des Keimes von Amphioxus zur Entwicklung kommen, zunächst im Blastoporusrande. Hier müssen wir als eine Randpartie des Ectoderms die Anlage des Centralnervensystems (*n* in Fig. 296 *B*) vermuthen. Innen, als Randpartie der eingestülpten Schicht oder des Entoderms folgt zunächst die Chordaanlage (*ch*), dann als eine weiter

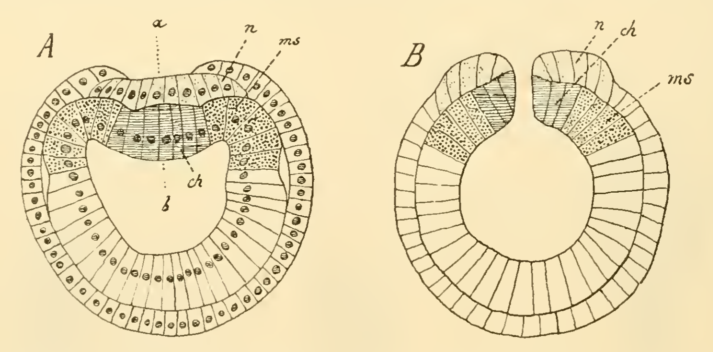


Fig. 296. Schema der Anlagenvertheilung bei Amphioxus.

A Querschnitt durch einen Embryo mit dem ersten Ursegment und zwar auf der Höhe des Ursegmentes. (Nach HATSCHEK.)

B Anlagenvertheilung bei noch offenem Blastoporus. Es wurde dem Bilde die Voraussetzung zu Grunde gelegt, dass der Blastoporus in einer medianen Naht (entsprechend der punktirten Linie *a b* in *A*) zum Verschlusse komme. Man vergleiche die Bilder bei Ascidien Fig. 318 und Fig. 320.

n Medullarplatte fein punktirt, *ms* Mesoderm grob punktirt, *ch* Chorda gestrichelt.

nach innen gelagerte Zone, die Mesodermanlage (*ms*). Die beiden letzteren würden als aus unserer Uebergangszone hervorgegangen gedacht sein. Die genannten Anlagen umziehen sonach den Blastoporus in der Gestalt von Ringen, welche wahrscheinlich an bestimmten Stellen Unterbrechungen besitzen. Wir kommen auf die Ausdehnung dieser als incomplete Ringe zu denkenden Anlagen später zurück.

Diese Vorstellungen, welche Manchem wohl stark schematisch und gewagt erscheinen dürften, werden durch die neueren Ergebnisse über die Entwicklung der Ascidien unterstützt. Unsere Kenntniss der Vertheilung des Anlagenmaterials im Ascidien-Embryo und der Art des Blastoporusverschlusses bei diesen Formen führen uns mit Nothwendigkeit auch hier zu den Vorstellungen der Concrescenztheorie. Es ist bekannt, dass diese Vorstellungen auch für die Deutung der Entwicklungsvorgänge bei den Vertebraten massgebend geworden sind, wo sie von HIS begründet und später von OSKAR HERTWIG in seiner

„Urmundtheorie“ in modificirter Weise entwickelt wurden, wie denn auch die von Rabl begründete Scheidung eines gastralen und peristomalen Mesoderms, und die Entwicklung des gastralen Mesoderms aus angegliederten Partien des peristomalen auf Grundlagen beruht, die dem Kreise der hierher gehörigen Anschauungen zuzurechnen sind.

Was Amphioxus anbetrifft, so sei erwähnt, dass Legros vor Kurzem einen abnormen Embryo beschrieben hat, der den bekannten Abnormitäten von Rana mit verzögertem Verschlusse des Urmundes, welche als „Asyntaxia medullaris“ oder als Spina-bifida-Embryonen beschrieben worden sind, zur Seite gestellt werden kann.



Fig. 297. Letzte Stadien der Verengerung des Urmundes von Amphioxus, in der Ansicht von hinten gesehen. (Nach Cerfontaine.)

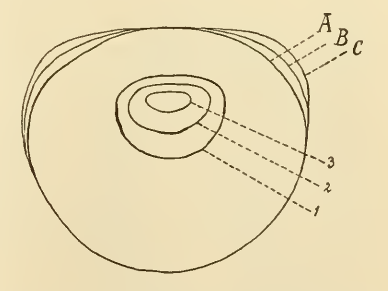
Ueber das Verhalten der posteroventralen Urmundlippe geben spätere Stadien der Gastrulation, von hinten betrachtet, die beste Auskunft (Fig. 297). Man erkennt dann, dass sie in diesem Zeitpunkte ein wenig gegen die Dorsalseite emporwächst. Es ist sonach an der Verengerung des Blastoporus in ihren letzten Stadien auch die posteroventrale Urmundlippe betheiligt. Was vom Blastoporus übrig bleibt, rückt in Folge dieser Bewegung ein wenig gegen die Dorsalseite empor (vgl. das Schema Fig. 298).

Fig. 298. Körper- und Urmundumrisse der Figg. 297 *A* bis *C*, über einander gezeichnet. Ansichten von hinten. (Nach Cerfontaine.)

A Körperumriss und *1* Urmundumriss von Fig. 297 *A*.

B Körperumriss und *2* Urmundumriss von Fig. 297 *B*.

C Körperumriss und *3* Urmundumriss von Fig. 297 *C*.



Von der hier vorgetragenen Auffassung der Gastrulation bei Amphioxus weicht der neueste Bearbeiter dieses Capitels, Mac Bride (1909), in einigen nicht unwesentlichen Punkten ab. Für Mac Bride ist der Blastoporus von Anfang an direct nach hinten gerichtet. Dementsprechend entsteht die Medullarplatte an der Gastrula seitlich und steht auf der Ebene des Blastoporus senkrecht. Es ist klar, dass bei einer derartigen Orientirung auch von einer Concrescenz keine Rede sein kann. Für letztere und für die dorsale Lage des Blastoporus scheint uns aber doch eine Anzahl von Thatsachen zu sprechen, unter denen wir die von O. Hertwig erzielten Spina-bifida-Embryonen der Amphibien und die von Castle gemachten Beobachtungen über die Art des Blastoporusverschlusses bei Ciona intestinalis

(vgl. unten Fig. 318 und 320) besonders hervorheben. Diese und eine Anzahl anderer Thatsachen scheinen uns zu Gunsten der von uns gewählten Auffassung zu sprechen. Wir sind auch der Ansicht, dass ein Theil der Medullarplatte (der vorderste Theil) quasi in situ und ohne Concrescenz entwickelt wird, daher wir in unserem Schema Fig. 301 dem vorderen Abschnitt der Neuralplattenanlage eine besondere Mächtigkeit zuertheilt haben. Auch bei den Amphibien entwickelt sich gewiss der quere Hirnwulst in einiger (durch die prickings-experiments oder Anstichversuche nicht genauer eruirten) Entfernung von der anterodorsalen Urmundlippe. Trotzdem erscheint es uns als wahrscheinlich, dass ein ganz beträchtlicher Theil der Neuralplatte durch seitliche Concrescenz der Urmundlippen gebildet wird. Wir könnten uns sonst nicht erklären, wie bei den Ascidien die ursprünglich halbmondförmige Anlage der Medullarplatte in ihre definitive Form übergeführt wird.

Von den späteren Entwicklungsvorgängen bei Amphioxus interessirt uns hier eigentlich nur die Mesodermbildung. Die Entwicklung der Chorda und des Neuralrohres seien nur andeutungsweise berührt. Wir verweisen diesbezüglich auf unsere Darstellung im Speciellen Theile (p. 1429 ff.), auf die Darstellung in Ziegler's Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbelthiere, 1902, sowie bezüglich einiger Details und der gesammten Litteratur auf die Arbeit Cerfontaine's.

Nach Abschluss der Gastrulation lässt der Embryo von Amphioxus eine längliche Gestalt mit abgeflachter Dorsalseite erkennen, an deren hinterem Ende der Blastoporusrest sich findet. Schon bei Amphioxus bekundet sich das durchgängige Entwicklungsgesetz aller Chordaten, wonach die Dorsalseite des Embryos zum Mutterboden neu hervortretender Differenzirungen wird, während die ventralen und lateralen Partien längere Zeit steril bleiben. Es ist, wie wenn die reichlichere Nahrungsdotteransammlung daselbst die plastischen Fähigkeiten des Embryos nach der Dorsalseite verdrängt hätten. Hier erfolgt die rinnenförmige Einbuchtung der Medullarplatte, welche bald — in die Tiefe versenkt — von seitlich herantretenden Ectodermrändern überwachsen wird (Fig. 299 *A*). Es bildet sich auf diese Weise die Trennung des Medullarrohres von der Epidermis heraus. Im Allgemeinen vollzieht sich der Ueberwachsungsprocess der Medullarplatte in der Richtung von hinten nach vorn; doch konnte Cerfontaine in einzelnen Fällen beobachten, dass entsprechend dem hinteren Ende des Medullarrohres längere Zeit noch eine kleine Lücke frei blieb — ein Verhalten, das vielleicht mit Rücksicht auf den Vergleich mit der Art des Verschlusses des Medullarrohres bei Vertebraten nicht uninteressant ist, uns aber hier nicht weiter beschäftigen soll.

In den meisten Fällen dagegen wird die Medullarplatte direct in der Richtung von hinten nach vorn von Ectoderm überwachsen. Dann öffnet sich der Blastoporusrest nicht mehr nach aussen, sondern stellt eine Verbindung des Darmlumens mit dem Lumen des Neuralkanales dar. Man bezeichnet ihn von nun an als Neuro-Intestinalkanal (Fig. 300). Diese Verbindung, welche bei Amphioxus lange Zeit erhalten bleibt, durchbricht zwei Körperschichten: 1) die innere Auskleidung des Urdarms, das Entoderm, und 2) die ectodermale Medullarplatte. Da jedoch an dem inneren Umschlagsrande des Blastoporus und also ebenso auch hier im Bereiche des Neurointestinalkanales

sich Elemente finden, welche, unserer Uebergangszone entstammend, die Anlagen der Chorda und des Mesoderms darstellen, so stossen im Bereiche des genannten Canales die Anlagen aller, noch lange Zeit einem Längenwachsthum unterliegenden Dorsalorgane (des Medullarrohres, der Chorda, der Mesodermfalten) zusammen, und da die

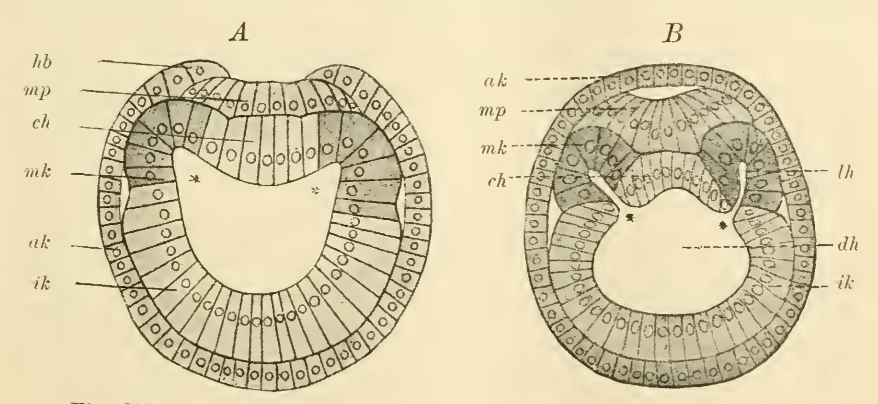


Fig. 299. *A* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentes. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIGS Lehrbuch.) *B* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage von 5 Ursegmenten. (Nach HATSCHEK, aus O. HERTWIGS Lehrbuch.)
ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *hb* überwachsender Rand des Ectoderms, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegment, *mp* Medullarplatte.

Zellen in der Umgebung des Neurointestinalcanales einer intensiven Proliferation unterliegen, so hat man im Neurointestinalcanal die Wachsthumszone für das spätere Längenwachsthum des Embryos zu erblicken. Hier im Bereiche dieser Wachsthumszone erhält sich ein Rest jenes Umschlagsrandes, an welchem das Ectoderm direct in die innere Auskleidung des Urdarmes übergeht.

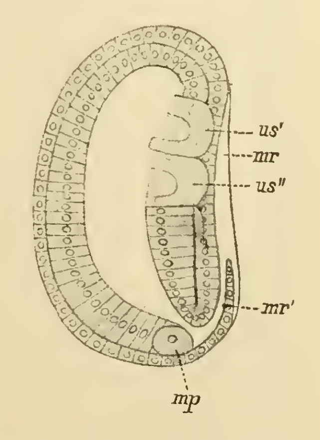


Fig. 300. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit der Anlage von 2 Ursegmenten. (Nach HATSCHEK.)
mp Entodermzelle in Theilung (?), fälschlich als Polzelle des Mesoderms gedeutet, *mr* Medullarrinne, *mr'* Medullarrohr, *us'* 1. Ursegment, *us"* 2. Ursegment.

Wenn die Medullarplatte in die Tiefe versenkt wird, so übt sie gewissermassen einen Druck auf die median gelegenen Partien der dorsalen Urdarmwand aus und drängt dieselben nach innen vor. Diese Vorwölbung ist die Chordaplatte (*ch* in Fig. 299), aus welcher später durch einen hier nicht zu schildernden Einfaltungsprocess die Chorda dorsalis hervorgeht. Rechts und links von dieser Chordaplatte erscheinen gleichzeitig zwei dorsalwärts gerichtete Ausbuchtungen oder Rinnen der dorsalen Urdarmwand (bei * * in Fig. 299), die Mesodermrinnen, welche bei ihrem ersten Auftreten in den vorderen Partien des Embryos ziemlich tief sind, weiter nach hinten

aber verstreichen und sich in der allgemeinen Auskleidung des Urdarms verlieren. Während diese Mesodermrinnen immer tiefer werden, gliedern sie sich durch quere Einschnürungen in hinter einander gelegene Stücke, die Ursegmente, welche sonach bei ihrem ersten Auftreten paarige, dorsalwärts gerichtete Divertikel des Urdarms darstellen (Fig. 300). Die Vermehrung der Zahl der Ursegmente erfolgt im Allgemeinen in der Reihenfolge von vorn nach hinten. Ihre Höhlung, welche sich nach erfolgter Abschnürung der Divertikel erweitert, wird zur Cölomhöhle des Amphioxus. Die Angabe von Lwoff, dass die Ursegmenthöhlen frühzeitig verschwinden und dass die Cölomhöhle durch secundäre Spaltbildung in soliden Ursegmentanlagen auftritt, ist nach den Untersuchungen von Samassa und Cerfontaine als irrthümlich zurückzuweisen.

Noch einige Worte über die beiden von Hatschek angegebenen, am posteroventralen Urmundrande gelegenen Urmesodermzellen oder Polzellen der Mesodermstreifen. Wir haben bereits oben erwähnt, dass die Mesodermrinnen nach hinten verstreichen. Die beiden Mesodermstreifen lassen sich nicht als gesonderte Anlagen bis in die Region der posteroventralen Urmundlippe verfolgen. Dort aber glaubte Hatschek zwei Teloblasten des Mesoderms gefunden zu haben. Da spätere Untersucher, so zunächst Lwoff und E. B. Wilson, dann andere, nichts von diesen Teloblasten finden konnten, so stimmen derzeit wohl alle Zoologen dem Ausspruche Wilson's bei: „The Pole-cells of Amphioxus are a Myth", und dies dürfte wohl auch nach einer von Hatschek in seinem Göttinger Referate über die Keimblätterfrage gemachten Bemerkung (p. 22) die derzeitige Ansicht Hatschek's sein. Die Annahme Hatschek's erklärt sich wohl auf die gleiche Weise, wie die Angabe Selenka's, welcher bei Echiniden derartige Urmesodermzellen gesehen zu haben glaubte. Es handelt sich nach den Untersuchungen von Metschnikoff und Korschelt um Theilungszustände von Zellen. Da während der Zelltheilung die Zellen sich abrunden und aus dem epithelialen Verbande lösen, so können zwei paarig gelagerte Tochterzellen leicht als etwas Besonderes imponiren. An dem Blastoporusrande von Amphioxus kommen nun Mitosen ungemein häufig vor, und es mag wohl nicht selten der Fall sein, dass zwei durch Theilung entstandene Tochterzellen eine ungemein regelmässige paarig symmetrische Lagerung einnehmen, und so dürfte es auch zu erklären sein, dass ein Nachuntersucher wenigstens in einigen Fällen diese Polzellen von Amphioxus wiedergefunden zu haben glaubte.

Zum Schlusse sei uns gestattet, an der Hand von Schemen unsere Vorstellungen über die Vertheilung des Anlagenmaterials an der Gastrula von Amphioxus zu entwickeln. Wir sind auf Grund der oben (p. 430) angeführten Ueberlegungen zur Ansicht gelangt, dass die Anlagen des Nervensystems, der Chorda und des Mesoderms in der Form von Ringen dem Blastoporusrande eingelagert sind. Wie weit reichen nun diese Ringe? Handelt es sich vielleicht nur um halbkreisförmige Anlagen, wie wir solche bei den Ascidien kennen lernen werden? Oder wenn wir den Anlagen bei Amphioxus eine grössere Ausdehnung zuerkennen, an welcher Stelle des Umkreises dürfen wir etwa eine Unterbrechung vermuthen? Man könnte die Antwort auf diese Frage wohl auf experimentellem Wege zu erhalten suchen. Vorläufig müssen wir uns mit Speculationen be-

gnügen, denen naturgemäss ein ziemlicher Grad von Unsicherheit anhaftet. Wenn wir einen Versuch nach dieser Richtung unternehmen, so lassen wir uns hierbei von der Vorstellung leiten, dass die Anlagen auch in den früheren Stadien schon an jenen Stellen liegen, von denen später die entsprechenden Punkte des entwickelten Zustandes (nach unserem Wissen) herausgebildet werden. Mit anderen Worten: wir nehmen an, dass umfangreichere Materialverschiebungen im Lauf der Ontogenese von Amphioxus nicht eintreten. Diese Annahme ist natürlich eine rein willkürliche, und wenn wir sie unseren Vorstellungen zu Grunde legen, so geschieht dies erstens der Einfachheit halber und zweitens, weil wir über einseitigen Materialtransport während der Umbildung der Gastrula von Amphioxus und über dessen eventuelle Richtung keinerlei Aussage zu machen im Stande sind. Wir müssten sonach, wenn wir in unsere Vorstellungen derartige Complicationen einführen wollten, mit weiteren hypothetischen Elementen rechnen, die schwer wahrscheinlich zu machen wären. Dass umfangreichere Materialverlagerungen thatsächlich vorkommen, lehrt uns die Entwicklung der Ascidien, deren Chordaanlage bei ihrem ersten Auftreten einen Halbkreis darstellt, der die anterodorsale Blastoporuslippe umsäumt, während die Chorda in der Larve weit nach hinten verlagert erscheint.

Die Anlage der Neuralplatte gehört den an den Blastoporus grenzenden Randpartien des Ectoderms an. Sie umzieht jedenfalls die anterodorsale Lippe des Blastoporus in continuirlichem Bogen. Das lehrt uns die Entwicklung der Ascidien, bei denen die Neuralplatte eine derartige Configuration aufweist und auch die Entwicklung der Vertebraten, bei denen vor dem anterodorsalen Blastoporusrande der quere Hirnwulst zur Entwicklung kommt. Von diesem vorderen Bogen aus muss sich die Neuralplattenanlage längs der lateralen Blastoporusränder nach hinten erstrecken. Wie weit nach hinten? Da das Längenwachsthum des Medullarrohres an der Larve von Amphioxus durch Proliferation von der Region des Neurointestinalcanals stattfindet, also von den hintersten Partien des Blastoporus aus, so werden wir der Neuralplattenanlage eine weit nach hinten reichende Erstreckung zuerkennen. Dagegen haben wir keine Ursache anzunehmen, dass der Ring in der Gegend der posteroventralen Urmundlippe geschlossen ist. Hier wäre wohl mit einer gewissen Berechtigung eine kleine Unterbrechung zu vermuthen. Zwar haben Van Beneden und Julin für Clavellina einen continuirlichen, den Blastoporus umsäumenden Neuralring angenommen (vgl. Spec. Theil, Heft 3, Fig. 741 *n*. p. 1274), aber sie haben dieser Bildung gerade in der fraglichen Region Zellen zugerechnet, welche wir nach den Untersuchungen von Conklin als Mesenchymbildner in Anspruch nehmen. Wir müssen die Frage, ob die Medullarplattenanlage nur an die vordere Partie des Neurointestinalcanals heranreicht, oder denselben rings umsäumt, derzeit noch unentschieden lassen.

Wir haben in unserem Schema Fig. 301 dem hypothetischen Neuralring bei Amphioxus im Bereiche der anterodorsalen Blastoporuslippe eine besondere Mächtigkeit zuertheilt. Wir wurden hierzu durch verschiedene Rücksichten veranlasst. Erstens ist bei den Ascidien ein gleiches Verhalten — wie wir sehen werden — durch Beobachtung direct nachweisbar. Zweitens muss man annehmen,

dass auch bei den Amphibien das vorderste Ende der Neuralplatte (der quere Hirnwulst) nicht dicht am Blastoporusrande, d. h. nicht dicht vor der Stelle, an welcher die erste Anlage der anterodorsalen Urmundlippe kenntlich wird, angelegt wird, sondern etwas von dieser Stelle entfernt, mehr dem animalen Pole genähert, jedenfalls schon in der Region zwischen dem Aequator und dem animalen Pole. In welchem Breitenkreise der Amphibien-Blastula die erste Anlage des queren Hirnwulstes zu suchen ist, ist in voller Exactheit nicht festgestellt, obgleich man dieser Frage durch Anstichversuche mit darauffolgender Beobachtung der gesetzten Extraovate (pricking experiments) näher zu treten versucht hat. Jedenfalls werden wir annehmen dürfen, dass bei den Amphibien zwischen der Anlage des queren Hirnwulstes und der Zone der anterodorsalen Urmundlippe (im Momente ihres Entstehens) bereits ein gewisser Abstand vorhanden ist. Wir werden auf diese Weise dazu geführt, an der Anlage der Medullarplatte zwei Theile zu unterscheiden: ein vorderer

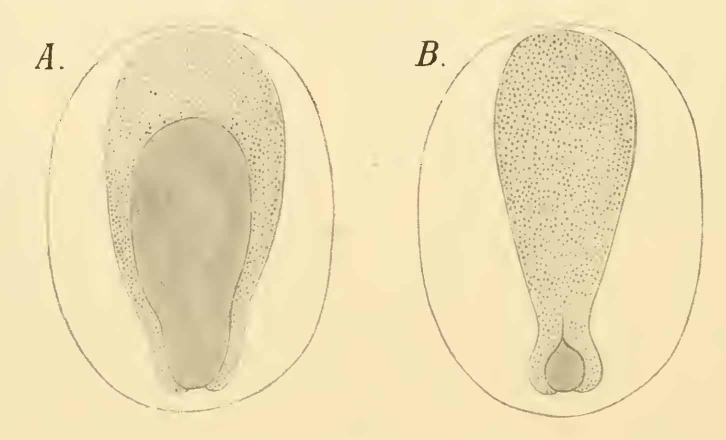


Fig. 301. Schematische Darstellung unserer Vorstellungen über die Ausdehnung der Medullarplattenanlage am Urmundrande von Amphioxus. *A* bei weit geöffnetem, *B* bei verengtem Blastoporus. Es wurde dem Schema die Annahme zu Grunde gelegt, dass der Urmund durch Concrescenz der seitlichen Ränder verschlossen wird. Anlage der Medullarplatte punktirt.

Abschnitt ist nicht durch Concrescenz gebildet, sondern aus der in Rede stehenden Verbreiterung des Neuralringes gewissermassen in loco entwickelt, während die hinteren Theile der Medullarplatte aus einer Verwachsung der paarigen Anlage an den Seitenrändern des Urmundes entstanden gedacht werden. Wie gross der genannte vordere Abschnitt der Medullarplatte bei den verschiedenen Formen anzunehmen ist, läßt sich allerdings derzeit nicht angeben.

Ganz entsprechende Ueberlegungen müssen auch bezüglich der Chordaanlage angestellt werden. Sie umsäumt den durch Einstülpung nach innen gelangten oder entodermalen Theil des Blastoporusrandes (Fig. 302). Wie für die Neuralplatte, so werden wir auch hier eine Unterbrechung im Bereiche der posteroventralen Urmundlippe annehmen dürfen. Dagegen liegt keine besondere Veranlassung vor, dem Chordalring in der Region der anterodorsalen Urmundlippe eine besondere Mächtigkeit zuzuerkennen. Die Chorda von Am-

phioxus reicht allerdings auffallend weit nach vorne. Doch ist ihr Auswachsen in rostraler Richtung einer secundären Streckung zuzuschreiben.

Wenn wir uns bezüglich der Mesodermanlage auf die Betrachtung der eigentlichen Ursegmente beschränken, so müssen wir den Mesodermring uns in der vorderen Urdarmregion unterbrochen denken (Fig. 302), da das vorderste Paar von Ursegmenten bei seinem Auftreten durch die Chordaanlage getrennt ist. Anders verhält sich die Sache, wenn wir mit Mac Bride die vorderen Entodermsäckchen Hatschek's der Mesodermanlage hinzurechnen, in welchem Falle sodann ein continuirlicher, den Urmund umziehender Mesodermring anzunehmen wäre. Ebenso dürfen wir mit Rücksicht auf die Verhältnisse der Ascidien und Amphibien eine Continuität des Mesodermringes in der Region der posteroventralen Urmundlippe voraussetzen. Der Mesodermring erscheint in der grösseren Partie seiner Ausdehnung durch die dazwischentretende Chordaanlage seitlich abgedrängt. Nur im Bereiche der posteroventralen Urmundlippe

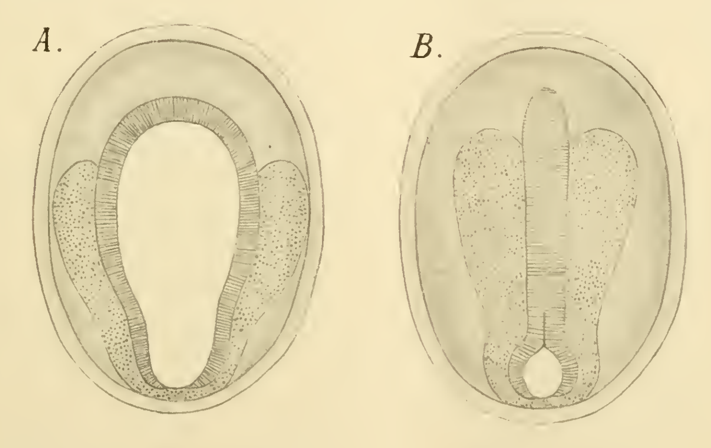


Fig. 302. Schematische Darstellung unserer Vorstellungen bezüglich der Anlagenvertheilung in der dorsalen Urmundwand. *A* bei weit geöffnetem, *B* bei durch Concrescenz der seitlichen Lippen verengtem Blastoporus. Chorda gestrichelt, Mesoderm punktirt.

würde er — wenn unsere hypothetischen Vorstellungen in Betreff einer daselbst vorhandenen Unterbrechung des Chordaringes richtig construirt sind — direct an den Urmundrand grenzen.

Wohl mit Recht hat man angenommen, dass zwischen Amphioxus und Balanoglossus Beziehungen entfernterer Art bestehen. Wir sehen in ihnen gewisse Andeutungen bezüglich der Herleitung des Chordonier-Stammes von Evertebraten. Ohne auf die Frage dieser Beziehungen näher eingehen zu wollen, erinnern wir daran, dass zwischen dem Aufbau des Kiemendarmes von Balanoglossus und Amphioxus beträchtliche Uebereinstimmungen zu erkennen sind (allerdings auch Differenzen secundärer Natur, auf welche Spengel hingewiesen hat). In dem Eicheldarm von Balanoglossus kann man ein Chordarudiment, das Homologon des vordersten Chordaabschnittes von Amphioxus erblicken. Bei einer von Wm. E. Ritter beschriebenen Enteropneustenform: Harrimania maculosa setzt

sich dies Divertikel nach hinten in eine die Kragenregion durchziehende dorsale Chordarinne fort, ein Verhalten, welches auch bei anderen Formen im ausgebildeten Zustande oder während der Entwicklung andeutungsweise zu erkennen ist. Ebenso kann man wohl im Kragenmark (einem dorsal gelegenen, röhrenförmigen Abschnitt des Centralnervensystems) das Homologon des vordersten Theiles des Medullarrohres von Amphioxus erblicken, während die weiter nach hinten folgenden Partien des Rückenmarkes von Amphioxus bei Balanoglossus durch den dorsalen Nervenstrang der Rumpfregion repräsentirt sind. Mac Bride homologisirt das vorderste Paar von Urdarmdivertikeln des Amphioxus dem Eichelcölom von Balanoglossus, ferner das nächstfolgende Paar von Ursegmenten (das erste von Hatschek) dem Kragencölom, und alle folgenden Ursegmente von Amphioxus der Rumpfregion des Cöloms von Balanoglossus. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die typischen Chordonier-Merkmale bei Balanoglossus auf die vorderste Körperregion beschränkt erscheinen. Es muss auch darauf hingewiesen werden, dass von dem complicirten, durch Hatschek festgestellten Schichtenbau des Amphioxus (vgl. Spec. Theil, 1. Aufl., p. 1453 ff.) bei Balanoglossus nichts zu erkennen ist. Balanoglossus liegt von Amphioxus ziemlich ferne ab. Er ist nach unserer Auffassung ein eigenthümlich modificirter Misch- oder Sammeltypus ursprünglicher Art, in welchem Beziehungen zu den Chordoniern, ferner durch die Art seiner Entwicklung Beziehungen zu den Echinodermen und durch das Vorhandensein einer wohlentwickelten Scheitelplatte der Larve Beziehungen zur Trochophora oder zu den Ctenophoren (?) hervortreten.

Von der Balanoglossus-Entwicklung sei hier nur kurz Folgendes gesagt. Die typische Larvenform, die Tornaria, erinnert, wie gesagt, durch den Besitz einer Scheitelplatte mit langem Wimperschopf und zwei Augenflecken an eine Trochophora (Fig. 303 *A*). Nach dem Verlauf der Wimperschnüre und durch den Besitz einer Wassergefässblase mit Rückenporus (c^1 und *po*) würde man an eine Echinodermenlarve denken. Der Darmcanal verläuft gekrümmt und besteht aus drei Abschnitten, die hier als Oesophagus, Magen und Intestinum bezeichnet werden sollen und — wie die drei Darmabschnitte der Echinodermenlarven — sämmtlich entodermalen Ursprunges sind. Die Tornaria enthält 5 Cölomsäckchen. Das vorderste mit einem Rückenporus sich öffnende, und durch einen Muskelfaden an die Scheitelplatte befestigte Säckchen (c^1) ist unpaar. Es repräsentirt die Anlage des Eichelcöloms (vgl. Fig. 303 *B*). Aus dem Rückenporus der Larve wird der Eichelporus des ausgebildeten Wurmes. Es folgt sodann ein Paar von Cölomsäckchen (c^2) am hinteren Abschnitt des Magens (c^2 in Fig. 303 *A*). Dies ist die Anlage des Kragencöloms (Fig. 303 *B*), und schliesslich ein Paar von Cölomsäckchen neben dem Intestinum (c^3 in Fig. 303 *A*), aus denen das Rumpfcölom der ausgebildeten Form hervorgeht (Fig. 303 *B*).

Die Metamorphose der Tornaria, welche zur Entstehung der ausgebildeten Form führt, ist besonders durch ein Moment merkwürdig. Es geht die Hauptaxe der Larve, welche der Axe der Gastrula und der primären Eiaxe entspricht, direct in die spätere Körperlängsaxe über. An der vordersten Spitze der Eichel junger Balanoglossen kann man noch die Scheitelplatte erkennen (*sp* in

Fig. 303 *B*). Sie entspricht dem animalen Pole; denn an ihr finden sich die Richtungskörperchen (*r* in Fig. 304). Das Hinterende von Balanoglossus trägt die Afteröffnung, welche nach vorübergehendem Verschluss durch concentrische Zusammenziehung aus dem Blastoporus hervorgegangen ist. Mit anderen Worten: Balanoglossus ist ein Protaxonier im Sinne HATSCHEK's. Die primäre Eiaxe erhält sich zeitlebens als Körperlängsaxe, wie bei Cölenteraten und Ctenophoren. Es liegt hierin eine wichtige, nicht zu übersehende, aber auch nicht zu überschätzende Differenz gegenüber dem Verhalten von Amphioxus und den Chordaten überhaupt, bei denen, wie wir sahen, die primäre Eiaxe der Körperlängsaxe gegenüber schräg gestellt erscheint, indem der animale Pol eine anteroventrale, der vegetative eine posterodorsale Lage einnimmt. Es muss

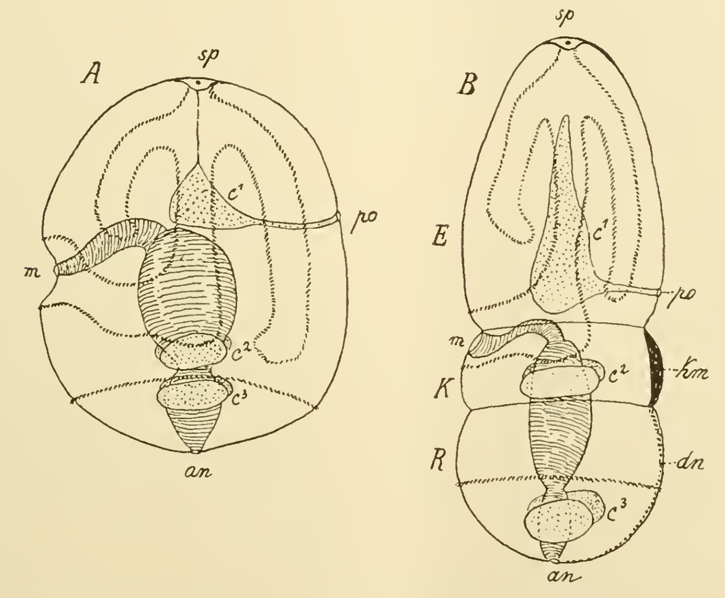


Fig. 303. *A* Tornaria, *B* Tornaria in Metamorphose, Schemen auf Grundlage einiger Figuren MORGAN's. In *B* ist der Körper gestreckt und in die drei Regionen Eichel (*E*), Kragen (*K*) und Rumpf (*R*) gegliedert. Die vorderen Wimperschnüre werden bald resorbirt. Die hintere, quere Wimperschnur der Rumpfregion erhält sich länger. *an* After, c^1 Eichelcölom (sogenannte Wassergefässblase), c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, *dn* der Dorsalnerv der Rumpfregion (als punktirte Linie angedeutet), *E* Eichelregion, *K* Kragenregion, *Km* Kragenmark, das sich nach hinten in den Dorsalnerv fortsetzt, *m* Mund, *po* Rückenporus, *R* Rumpfregion, *sp* Scheitelplatte.

also auf dem Wege von Balanoglossus zu den Chordaten bei den letzteren eine secundäre Axenverschiebung eingetreten sein, und es wäre wohl verlockend, über die Ursachen derselben zu speculiren. Vielleicht hängen sie mit Folgendem zusammen.

Als erste Differenzirungen sind am Amphioxus-Embryo zu bemerken die Medullarplatte und die Chordaanlage. Es sind dies Anlagen von Bildungen, welche bei Balanoglossus erst recht spät auftreten. An der Tornaria ist von einem Chordarudiment, welches wohl wahrscheinlich als Divertikel des Oesophagus

gebildet wird, noch nichts zu bemerken, auch das Kragenmark (*km* in Fig. 303 *B*) tritt erst später auf. Diese beiden Bildungen entstehen bei Amphioxus am Blastoporusrande, bei Balanoglossus liegen sie vom Blastoporus weit ab (vgl. *bp* u. *ch* u. *km* in unserem Schema Fig. 305). Die Amphioxus-Entwicklung erscheint uns im Lichte dieser Thatsachen als eine wesentlich abgekürzte. Organanlagen, welche bei Balanoglossus den späteren Stadien der Metamorphose angehören, sind bei Amphioxus in die frühesten Embryonalstadien verlegt und sie wurden an den Blastoporus angeschlossen, welchem die Aufgabe zuertheilt wurde, das terminale Längenwachsthum des Körpers zu besorgen, daher sich sein Rest als neurenterischer Canal lange Zeit erhält, während bei Balanoglossus, wie wir durch Morgan wissen, die Verlängerung der Rumpfregion auf interstitielles Wachsthum zurückzuführen ist. Hand in Hand mit dieser Veränderung in der Rolle des Blastoporus hat bei Amphioxus seine Verschiebung nach der Dorsalseite stattgefunden. Nichts kann anregender sein, als eine Vergleichung der Amphioxus- und der Balanoglossus-Entwicklung unter diesen Gesichtspunkten. Wir gewinnen aus ihr gewisse Hinweise bezüglich der langen und complicirten Phylogenese, welche Amphioxus bereits hinter sich hat.

Wenn wir auch bei Balanoglossus das Anwachsen der Rumpfregion mit Morgan auf interstitielles Wachsthum zurückführen und wenn wir auch hier von jener terminalen Form des Wachsthums, welche bei Amphioxus z. B. in der stets fortschreitenden Hinzubildung neuer Ursegmente so deutlich hervortritt, nichts bemerken, so dürfen wir doch nicht vergessen, dass auch bei Balanoglossus das Gesetz der zeitlich fortschreitenden Entwicklung der Körperregionen in der Richtung von vorne nach hinten eingehalten ist. In der Tornaria ist, wie sich aus einem Vergleich von Fig. 303 *A* mit Fig. 303 *B* ergiebt, hauptsächlich die Eichelregion entwickelt, während die Rumpfregion erst später hinzugebildet wird. Ebenso wird das Eichelcölom früher entwickelt, als das Rumpfcölom, die Scheitelplatte früher als das Kragenmark etc. Es ist also auch schon bei Balanoglossus eine gewisse Tendenz, die vorderen Körperregionen früher zu entwickeln, als die hinteren, zu bemerken. Bei dem terminalen Wachsthum von Amphioxus hat diese Tendenz sich in gesteigertem Maasse zur Geltung gebracht. Wenn aber auch auf diese Weise die Wachsthumspotenzen bei Amphioxus an den Blastoporusrand verlegt wurden, so ist nicht unmittelbar einzusehen, wie in Folge dessen eine Verlagerung des Urmundes nach der Dorsalseite sich ergeben konnte. Wir müssen annehmen, dass im Umkreis des Blastoporus eine Arbeitstheilung sich durchsetzte derart, dass ein Theil des Urmundrandes die raschere Herausbildung larvaler Organe, ein anderer Theil die Lieferung neuen Zellmaterials durch Proliferation übernahm. Es entwickelte sich auf diese Weise der Gegensatz zwischen der anterodorsalen und der posteroventralen Urmundlippe.

Nach dem Gesagten wird es verständlich sein, warum die Balanoglossus-Entwicklung in ihren ersten Stadien verhältnissmässig wenig Uebereinstimmungen mit der Amphioxus-Entwicklung aufweist und nur Uebereinstimmungen allgemeinerer Art zeigt. Die Furchung ist adäqual und nach B. M. Davis bilateral, die Gastrulation voll-

zieht sich durch Invagination, die Cölomsäckchen entwickeln sich — wenigstens bei einigen Formen — durch Divertikelbildung. Die Entstehung der Cölomsäckchen ist noch ein wenig geklärtes Gebiet. Wir beziehen uns hier hauptsächlich auf eigene Anschauung. Die erste Entwicklung der Tornaria ist erst in der jüngsten Zeit bekannt geworden (Heider 1909); doch kannte man die ersten Entwicklungsstadien von Harrimania (Balanoglossus) Kowalevskii nach den Untersuchungen Bateson's und in neuerer Zeit ist die erste Entwicklung von Dolichoglossus pusillus durch B. M. Davis bekannt geworden. Beide letzteren Formen entwickeln sich aber direct, ohne die Zwischenstufe der Tornaria zur Ausbildung zu bringen. Das Eichelcölom (c^1) entwickelt sich bei den beiden letztgenannten Formen und bei Balanoglossus clavigerus als Divertikel von dem Scheitel des Urdarms bald nachdem der Blastoporus der Gastrula verschlossen wurde. Die paarigen Rumpfcölome (c^3) entstehen in der jungen Tornaria als seitliche Divertikel des Intestinums (Fig. 304), während die Entstehung der beiden Anlagen des Kragencöloms (c^2) noch weniger sichergestellt erscheint. Nach

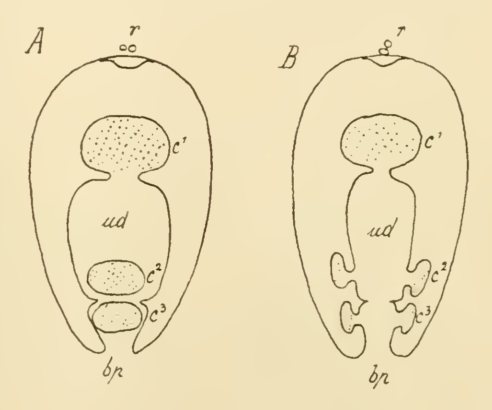


Fig. 304. Schemen zur Verdeutlichung der Beziehungen der Cölomdivertikel zum Urdarm von Balanoglossus. *A* von der Seite, *B* vom Rücken gesehen. Es sind in diesen Schemen Bildungen aufgenommen, welche gleichzeitig nicht vorkommen. c^1 faltet sich sehr früh ab, doch schon nach Verschluss des Blastoporus, c^2 und c^3 entstehen erst später in der Tornaria. Der Oesophagus und Mund sind zur Zeit ihres Auftretens schon längst gebildet. Ebenso ist an Stelle des Blastoporus der After aufgetreten.
bp Blastoporus, c^1 Eichelcölom, c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, *r* Richtungskörperchen, *ud* Urdarm.

Bourne und Spengel sollen sie sich vom Rumpfcölom (c^3) nach vorne abschnüren. Andere Angaben deuten auf eine selbständige Entstehung von der hinteren Partie des Magens. Wir haben diese Angaben der Einfachheit halber unserem Schema Fig. 304 zu Grunde gelegt, ohne bezüglich dieses Punktes, der noch in Frage gestellt bleiben muss, etwas entscheiden zu wollen. Nach B. M. Davis sollen bei Dolichoglossus pusillus sowohl die Kragen- wie die Rumpfcölomsäckchen sich vom Eichelcölom nach hinten abschnüren, eine Entwicklungsweise, die an die Abschnürung der Cölomsäcke der Echinodermen erinnert, die aber wohl noch der Bestätigung bedarf. Es ist merkwürdig, dass bezüglich dieser Verhältnisse verschiedene Enteropneusten sich so verschieden verhalten. Für die Formen mit Tornaria kann es als völlig sichergestellt gelten, dass die Rumpfcölome sich als Divertikel vom Intestinum, also selbständig vom Eichelcölom herausbilden (vgl. oben p. 282 ff.).

Wir können die in Fig. 304 gegebenen Schemen noch vereinfachen, indem wir die 5 Cölomsäckchen zu einer gemeinsamen Mesodermbildungszone vereinigen (Fig. 305). Dieselbe würde dann den Urdarm wie ein frontal gestelltes Hufeisen als Mesodermbildungs-

rinne umfassen, ein Hufeisen, das mit seinen beiden Enden auf dem Blastoporus ruht.

In diesen Schemen (Fig. 305) ist auch die Anlage des Chordadivertikels (*ch*) eingetragen. Die Entwicklung desselben erfolgt vom Oesophagus aus, also in weiter Entfernung vom Urmunde. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass bei den Chordaten die Chorda sich nach hinten fortsetzt, während sie bei Balanoglossus nur der Eichel- und bei einigen Formen der Kragenregion angehört. Wir können demnach die ganze, in Fig. 305 gestrichelt gezeichnete Urdarmpartie als der Chordaanlage der Chordaten entsprechend betrachten und kommen auf diese Weise zu einem Schema (Fig. 305 *B*), welches von dem für Amphioxus gegebenen Schema der Anlagenvertheilung (Fig. 302 *B*) nicht allzuweit abliegt. Der Unterschied bezieht sich hauptsächlich darauf, dass die beiden Mesodermstreifen bei Amphioxus vorne von einander getrennt sind, während sie bei Balanoglossus continuirlich ineinander übergehen. Wenn die Ansicht von Mac Bride, dass die vorderen Entodermdivertikel von Amphioxus das Homologon des Eichelcöloms von Balanoglossus darstellen, sich bestätigte, so würde dieser Unterschied in Wegfall kommen.

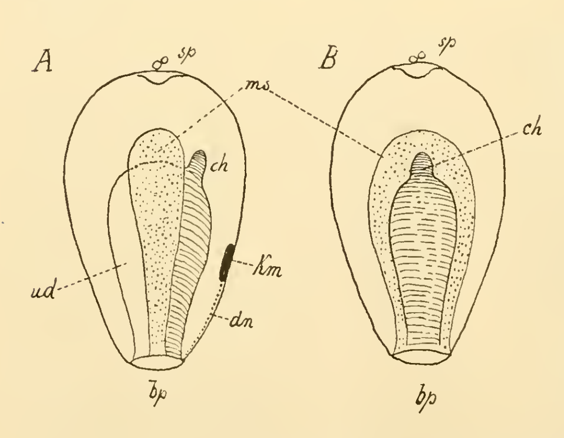


Fig. 305. Schemen zur Verdeutlichung der Lagebeziehungen der Organanlagen bei Balanoglossus. Auch für diese Figur gilt, wie für die vorhergehende, dass Bildungen vereinigt erscheinen, die zeitlich in Wirklichkeit nicht neben einander vorkommen. Das Chordadivertikel und das Kragenmark treten erst spät nach vollendeter Metamorphose der Tornaria auf, zu dieser Zeit ist der Blastoporus längst verschwunden und durch den After ersetzt. Die Cölomsäcke sind hier durch eine gemeinsame Mesodermbildungsrinne vertreten gedacht. Man vergleiche das Schema für Amphioxus (Fig. 302, p. 437).

bp Blastoporus, *ch* Chordarudiment (Eicheldarmdivertikel), *dn* dorsaler Längsnerv der Rumpfregion (punktirt), *km* Kragenmark, *ms* Mesodermbildungszone, *sp* Scheitelplatte mit den Richtungskörperchen, *ud* Urdarm.

Wie das Chordadivertikel, so liegt auch die Anlage des Kragenmarkes vom Blastoporusrande ab (Fig. 305 *A km*). Wir müssen hier den Dorsalnerven der Rumpfregion als Fortsetzung des Kragenmarkes betrachten und erkennen sodann, dass sowohl Mesoderm- als Chorda- und Nervenanlage schliesslich doch auch bei Balanoglossus bis an den Urmund heranreichend gedacht werden können. Zwar lässt sich weder das Chordadivertikel noch das Kragenmark bis an den Urmund heran verfolgen, doch ist es möglich, die organbildenden Bezirke anzugeben, welche zur Verlängerung der genannten Bildungen nach hinten dienen. Der wesentlichste Unterschied zwischen Balanoglossus und Amphioxus würde dann nur in den oben gekennzeichneten Axenbeziehungen zu suchen sein.

Noch nach einer anderen Richtung ist die Beschäftigung mit der Tornaria nicht ohne Interesse. Wenn wir die Chordaten von derartigen Formen herleiten, so ist kein Grund vorhanden, an der Homologie des Mundes in beiden Gruppen zu zweifeln. Es kommt sonach unter dieser Annahme all das Suchen nach einem primären Munde in Wegfall, welches in den Speculationen über die Herleitung der Wirbelthiere seiner Zeit eine so beträchtliche Rolle gespielt hat.

B. Ascidien.

Wenn wir für Amphioxus die Vertheilung der Organanlagen in der Blastula und Gastrula nur in der Form speculativ erschlossener Schemen construiren konnten, so liegt für die Ascidien keine derartige Nöthigung vor. Wir können hier die einzelnen Anlagen direct beobachten, da sie durch Pigmenteinlagerung, Dottervertheilung etc. wenigstens bei gewissen günstigen Formen genügend characterisirt sind. Es ist den bedeutungsvollen Untersuchungen Conklin's an Cynthia partita gelungen, die ungefähre Lage der wichtigsten Organanlagen in allen Furchungsstadien, ja bereits im ungefurchten Ei festzustellen. Wir werden unsere Darstellung der Keimblätterbildung in erster Linie auf diese Angaben zu stützen haben, ohne im Uebrigen die Verdienste früherer Autoren, so vor Allem Samassa's und Castle's um die Aufklärung der ersten Entwicklungsvorgänge der Ascidien ausser Betracht zu lassen [1]). Bei diesen Untersuchungen bereitete die richtige Orientirung des Embryos nicht unerhebliche Schwierigkeiten, bis es Conklin an einem günstig gewählten Objecte gelang, den Nachweis zu erbringen, dass die von Van Beneden und Julin und von Chabry gewählte Art der Orientirung hier zu Recht besteht.

Bevor wir die während und nach der Gastrulation vor sich gehenden Lageverschiebungen der Anlagen betrachten, müssen wir uns mit der in den späteren Furchungsstadien erfolgenden Anlagensonderung eingehender vertraut machen. Wir ersuchen unseren Leser, unsere hier gegebene Schilderung an unsere auf p. 31—33 im Capitel Furchung gelieferte Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge der Ascidien anzuknüpfen, und gehen bei unserer nunmehrigen Besprechung von einer Schilderung des Stadiums 16 aus. Dasselbe besteht aus zwei über einander gelagerten Zellplatten von je 8 Zellen, einer animalen (Fig. 306 *B*) und einer vegetativen (Fig. 306 *C*). Aus dem eigenartigen Verlauf der Theilungen, welche vom Stadium 8 zum Stadium 16 hinüberführen (vgl. p. 34), ist es bedingt, dass die Zellanordnung in beiden Platten in characteristischer Weise verschieden ist. Während in der animalen Platte (Fig. 306 *B*) im vorderen Abschnitte 4 im Kreuz gestellte Zellen ($a^{5.3}$, $a^{\underline{5.3}}$, $a^{5.4}$, $a^{\underline{5.4}}$) zu bemerken sind, welche hinten von einer Querreihe von 4 Zellen ($b^{5.3}$, $b^{\underline{5.3}}$, $b^{5.4}$, $b^{\underline{5.4}}$) umschlossen erscheinen, zeigen sich in der vegetativen Platte

1) Während des Druckes geht uns die Untersuchung von H. C. Delsmann, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte von Oikopleura dioica, zu (Verh. Rijksinstituut vor het Onderzoek der Zee, Derde Deel, 1910). Sie kann hier nicht mehr eingehend berücksichtigt werden. In dem Furchungsablauf steht Oikopleura zwischen Amphioxus und den Ascidien in der Mitte. Die Gastrulation erfolgt durch Epibolie. Es wird hierbei keine Gastralhöhle gebildet. Schon während der Furchung ist eine eigenthümliche Asymmetrie der Stadien zu bemerken.

(Fig. 306 *C*) im hinteren Abschnitt 4 im Kreuz gestellte Zellen ($B^{5.2}$, $B^{\underline{5.2}}$, $B^{5.1}$, $B^{\underline{5.1}}$), welche vorne von 4 quergestellten Zellen ($A^{5.2}$, $A^{\underline{5.2}}$, $A^{5.1}$, $A^{\underline{5.1}}$) halbmondförmig umschlossen werden[1]). Es ergiebt sich aus dieser Configuration, dass der animale Pol (gekennzeichnet durch den Punkt, an welchem die Zellen $a^{\underline{5.4}}$, $a^{5.4}$, $b^{\underline{5.4}}$ und $b^{5.1}$ zusammenstossen) etwas nach hinten verlagert ist, während der vegetative Pol (die Stelle, an welcher sich die Zellen $A^{5.1}$, $A^{\underline{5.1}}$, $B^{5.1}$ und $B^{\underline{5.1}}$ berühren) ungefähr die Mitte der vegetativen Zellplatte einnimmt. Die Furchungsaxe (oder primäre Eiaxe) zeigt sonach bei den Ascidien anfangs nicht jene für die Furchungsstadien von Amphioxus characteristische Schräglagerung im Verhältniss zur späteren Körperlängsaxe, derzufolge der animale Pol ventral vorne, der vegetative dorsal nach hinten verlagert erscheint. Sie steht bei den Ascidien auf der späteren Längsaxe Anfangs ungefähr senkrecht, ja der animale Pol ist sogar Anfangs etwas nach hinten verschoben (vgl. die Lage der Richtungskörperchen in den Figg. 308, 309, 310 u. 312). Wir können dabei hier, wie dies auch Conklin gethan hat, Anfangs die

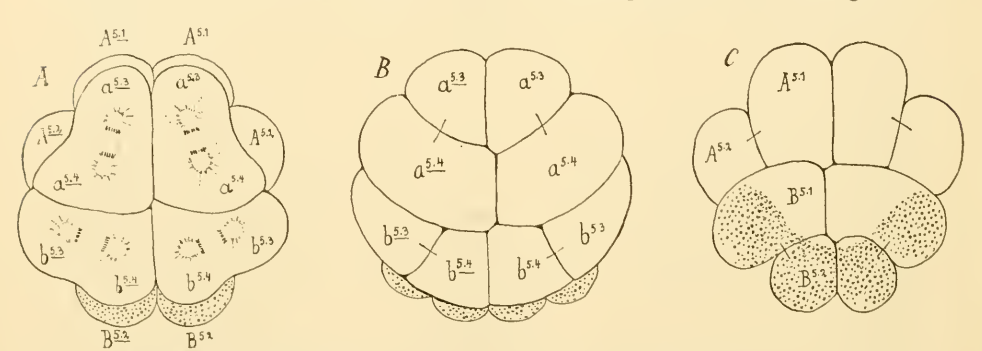


Fig. 306. Furchung von *Cynthia partita*. (Nach Conklin.)
A Uebergang vom Stadium 8 zum Stadium 16 vom animalen Pole, *B* Stadium 16, animale Hälfte, *C* Stadium 16, vegetative Hälfte des Keimes.

animale Zellplatte einfach als ventrale, die vegetative als dorsale Körperhälfte betrachten. Erst in den späteren Stadien, wenn die Gastrulation einsetzt, erfolgt durch Zellverschiebung eine Verlagerung des animalen Poles nach der vorderen Hälfte der Ventralseite und eine dementsprechende Verschiebung des vegetativen Poles nach hinten.

Die Zellen des Stadiums 16 zeigen eine characteristische Vertheilung der verschiedenen keimbildenden Substanzen. Die 8 Zellen der animalen Hälfte bestehen aus hellerem Protoplasma, während in der vegetativen Platte, streng genommen, 3 verschiedene Substanzbezirke zu unterscheiden sind. Das Centrum dieser Platte ist von dotterreicher, graulich gefärbter Substanz (Entodermbildungszone) eingenommen. Ihr schliesst sich hinten bei *Cynthia partita* die Masse des gelben Halbmondes (Mesodermbildungszone, in Fig. 306 *C* durch Punktirung gekennzeichnet) an, welche sich derart vertheilt,

1) Die Furchung der Ascidien ist streng bilateral-symmetrisch. Es entspricht sonach jeder Zelle der rechten Seite eine gleichnamige der linken Seite, welche mit ihr die gleiche Bezeichnung trägt. Nur sind an den Zellen der rechten Seite die Exponenten unterstrichen. In den Abbildungen ist meist nur die Bezeichnung für die linke Körperseite eingetragen.

dass die Zellen $B^{5.2}$, $B^{\underline{5.2}}$ fast ausschliesslich aus gelber Substanz bestehen, während die Zellen $B^{5.1}$, $B^{5.1}$ zur Hälfte aus gelber, zur Hälfte aus grauer Substanz zusammengesetzt sind. In ähnlicher Weise zeigen die Zellen $A^{\underline{5.2}}$, $A^{5.2}$, $A^{5.1}$, $A^{\underline{5.1}}$ an ihrem vorderen Rande (in unserer Abbildung Fig. 306 *C* nicht angedeutet) eine aufgehellte halbmondförmige Partie (Anlage der Chordoneuralplatte, vgl. Fig. 13 *A*, p. 32 und Fig. 14 *A*, p. 33). Aus dieser Vertheilung bestimmter „organbildender Substanzen" ergibt sich, dass bei der Furchung differenzielle Theilungen im Bereiche der vegetativen Hälfte häufiger vorkommen, als in der animalen.

Stadium 32. Die 5. Theilung, welche den Keim vom Stadium 16 ins Stadium 32 hinüberführt, erfolgt nicht in allen Zellen gleichzeitig. Es theilen sich die Zellen der vegetativen Hälfte früher, als die der animalen und die vorderen Partien in jeder Hälfte früher als die hinteren (bei Cynthia). Doch können diese zeitlichen Differenzen vernachlässigt werden.

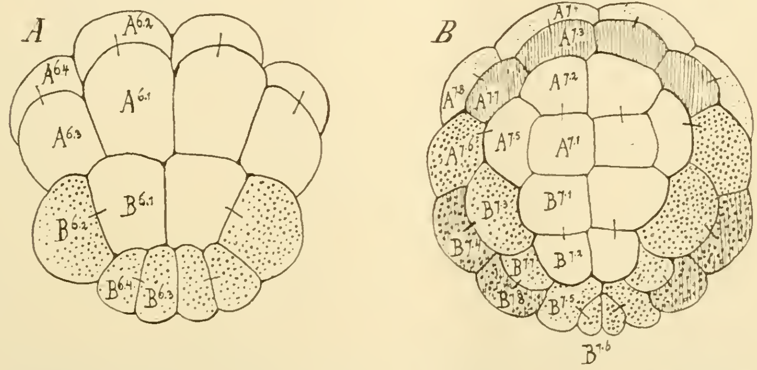


Fig. 307. Vegetative Hälfte des Keimes von Cynthia partita. (Nach CONKLIN.) *A* im Stadium 32, *B* im Stadium 64. Man vergleiche Fig. 306 *C*.

Wir betrachten zunächst die Theilungen in der vegetativen (dorsalen) Hälfte. Wenn sich die 4 Zellen $A^{5.1}$, $A^{\underline{5.1}}$, $A^{5.2}$, $A^{\underline{5.2}}$, welche (Fig. 306 *C*) einen vorderen Bogen zusammensetzen, zur Theilung anschicken, so stehen ihre Spindeln ungefähr der Medianebene parallel. Es wird hierdurch ein doppelter Bogen von je 4 Zellen gebildet (Fig. 307 *A*). Der vordere Bogen besteht aus den 4 Zellen $A^{6.4}$, $A^{\underline{6.4}}$, $A^{6.2}$, $A^{\underline{6.2}}$ und enthält die aufgehellte Partie der Chordoneuralanlage. Die 4 Zellen des hinteren Bogens $A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$, $A^{6.1}$, $A^{\underline{6.1}}$ sind mit dunklerem, körnchenreichem Plasma erfüllt und ihrem späteren Schicksal nach hauptsächlich Entodermzellen. Die hier betrachtete Theilung war sonach eine differentielle. In der hinteren Hälfte der vegetativen Platte theilen sich die Zellen $B^{5.1}$, $B^{\underline{5.1}}$, $B^{5.2}$ und $B^{\underline{5.2}}$ (Fig. 306 *C*) mit ungefähr transversal gestellten Spindeln. Die Theilung von $B^{5.1}$, $B^{\underline{5.1}}$ ist eine differentielle, indem die beiden lateralen Zellen $B^{6.2}$, $B^{\underline{6.2}}$ fast ausschliesslich Substanz des gelben Halbmondes mitbekommen, während die inneren Zellen $B^{6.1}$, $B^{\underline{6.1}}$, aus grauer Substanz bestehend, zu Entodermzellen werden (Fig. 307 *A*). Die beiden kleinen Zellen $B^{5.2}$, $B^{\underline{5.2}}$ theilen sich mehr äqual. Sie liefern die 4 Tochterzellen $B^{6.4}$, $B^{\underline{6.4}}$, $B^{6.3}$, $B^{\underline{6.3}}$, welche hauptsächlich Substanz des gelben Halbmondes enthalten.

Die vegetative Platte besteht nun aus 16 Zellen (Fig. 307 *A*). Von diesen können die 6 Zellen $A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$, $A^{6.1}$, $A^{\underline{6.1}}$, $B^{6.1}$ und $B^{\underline{6.1}}$ der Hauptsache nach (nicht ganz, wie wir sehen werden) als spätere Entodermzellen betrachtet werden. Sie sind vorn von dem Bogen der 4 Chordoneuralzellen $A^{6.4}$, $A^{\underline{6.4}}$, $A^{6.2}$, $A^{\underline{6.2}}$ umschlossen, während sich ihnen hinten ein Halbkreis von 6 Mesodermzellen (bei Cynthia die Substanz des gelben Halbmondes enthaltend) anschliesst: $B^{6.2}$, $B^{\underline{6.2}}$, $B^{6.4}$, $B^{\underline{6.4}}$, $B^{6.3}$ und $B^{\underline{6.3}}$.

Bei der Theilung der Zellen der ventralen (animalen) Hemisphäre stehen die Spindeln im vordersten ($a^{5.3}$, $a^{\underline{5.3}}$) und hintersten ($b^{5.4}$, $b^{\underline{5.4}}$) Zellenpaare ungefähr der Medianebene parallel, in den beiden anderen Zellenpaaren ($a^{5.4}$, $a^{\underline{5.4}}$ und $b^{5.3}$, $b^{\underline{5.3}}$ Fig. 308 *A*) schräg von vorn-aussen nach hinten und innen. Es resultirt hieraus die Configuration der Fig. 308 *B*. Die Theilungen sind alle ziemlich äqual. Aus der Theilung

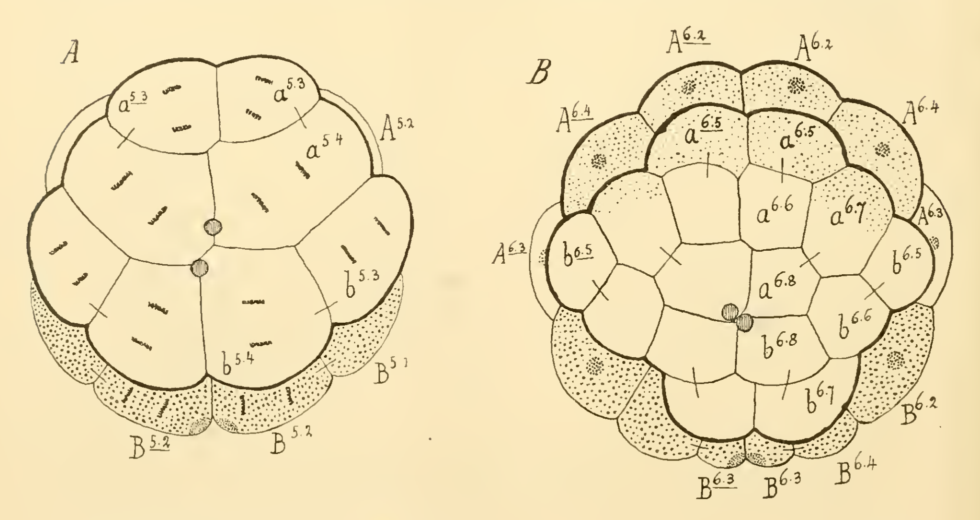


Fig. 308. Zwei Furchungsstadien von Ciona intestinalis vom animalen Pole. (Nach CONKLIN.)

A Stadium 16 mit den Spindeln zur nachfolgenden Theilung, deren Tochterplatten angedeutet sind. Bezüglich der am Rande vorsehenden Zellen der vegetativen Hälfte vgl. Fig. 306 *C*. Das Ganze der animalen Hälfte dunkler umrandet.

B Stadium 32. Die animale Zellplatte dunkler umrandet, ebenso die Chordoneuralplatte der vegetativen Hälfte. Letztere und die Neuralplattenanlage der animalen Sphäre durch feinere Punktirung, die Mesodermanlage durch gröbere Punktirung gekennzeichnet. Bezüglich der am Rande vorstehenden Zellen der vegetativen Sphäre vgl. Fig. 307 *A*. Man erkennt in letzteren die Polansichten der Aequatorialplatten für die nächstfolgende Theilung.

des vordersten Paares ($a^{5.3}$, $a^{\underline{5.3}}$ Fig. 306 *B* und Fig. 308 *A*) resultiren die Zellen $a^{6.5}$, $a^{\underline{6.5}}$ und $a^{6.6}$, $a^{\underline{6.6}}$ (Fig. 308 *B*). Von diesen schliessen sich die beiden Zellen $a^{6.5}$, $a^{\underline{6.5}}$, welche am vorderen Rande der animalen Platte dicht über dem Aequator gelegen sind, an die Querreihe der Chordoneuralanlage der vegetativen Hälfte ($A^{6.4}$, $A^{\underline{6.4}}$, $A^{6.2}$, $A^{\underline{6.2}}$ Fig. 307 *A* und 308 *B*) an. Sie liefern später die vordere Partie der Neuralplatte. In die Bildung dieser vorderen Neuralplattenanlage gehen auch Descendenten der beiden Zellen $a^{6.7}$, $a^{\underline{6.7}}$ ein, welche sich an die genannten Zellen lateral anschliessen.

Das Stadium 32 besteht sonach aus folgenden Zellgruppen:

Ventrale Hemisphäre:
- 14 Ectodermzellen, plasmareich.
- 2 Neuralplattenzellen, plasmareich.

Dorsale Hemisphäre:
- 6 Entodermzellen, grau, dotterreich,
- 4 Chordoneuralzellen, etwas heller,
- 6 Mesodermzellen, Substanz des gelben Halbmondes,

32 Zellen.

Es sei noch erwähnt, dass in diesem Stadium die Zellen der ventralen Hemisphäre hoch säulenförmig sind und eine geringe Oberflächenausdehnung besitzen, während die vegetativen Zellen verbreitert, aber von geringer Tiefe sind. Daher reicht das Feld der animalen Zellen bei Betrachtung von der Seite des animalen Poles nicht bis an den Rand des Keimes, den nur die seitlichen Zellen $b^{6.5}$, $b^{\underline{6.5}}$ (Fig. 308 *B*) erreichen. Schon im folgenden Stadium und später, wenn die Gastrulation einsetzt, werden umgekehrt die animalen Zellen flacher und breiter, und die vegetativen Zellen gedrängter und höher (Fig. 312).

S t a d i u m 64. Auch bei der 6. Theilung, welche zum Stadium 64 hinüberführt, finden sich ähnliche zeitliche Differenzen, wie wir sie für das frühere Stadium angegeben haben. Wir betrachten zunächst die Theilungen in der dorsalen (vegetativen) Hälfte.

Die Spindeln in den 4 Chordoneuralzellen ($A^{6.4}$, $A^{\underline{6.4}}$, $A^{6.2}$, $A^{\underline{6.2}}$, Fig. 307 *A*) stehen fast vertical (dorsoventral). Die Theilung ist eine differentielle. Es resultirt ein Bogen von 4 hellen Zellen, welche dem Aequator anliegen (Fig. 307 *B* $A^{7.8}$, $A^{\underline{7.8}}$, $A^{7.4}$, $A^{\underline{7.4}}$). Aus ihnen geht der hintere Theil der Neuralplatte hervor. Der innere oder dorsale Bogen der anderen 4 Tochterzellen $A^{7.7}$, $A^{\underline{7.7}}$, $A^{7.3}$, $A^{\underline{7.3}}$) enthält dotterreiches Protoplasma und repräsentirt die Chordaanlage. Von den 6 Entodermzellen ($A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$, $A^{6.1}$, $A^{\underline{6.1}}$, $B^{6.1}$, $B^{\underline{6.1}}$ in Fig. 307 *A*) werden die 4 inneren ($A^{6.1}$, $A^{\underline{6.1}}$, $B^{6.1}$, $B^{\underline{6.1}}$) derart getheilt, dass ihre Spindeln der Medianebene parallel laufen. Es resultiren hieraus 4 hintereinander gelegene Paare von Entodermzellen ($A^{7.2}$, $A^{\underline{7.2}}$, $A^{7.1}$, $A^{\underline{7.1}}$, $B^{7.1}$. $B^{\underline{7.1}}$, $B^{7.2}$, $B^{\underline{7.2}}$ in Fig. 307 *B*). Während diese Theilungen äquale sind, ist die Theilung der lateral gelegenen Zellen $A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$ (Fig. 307 *A*) eine differentielle. Von ihren Tochterzellen sind $A^{7.5}$, $A^{\underline{7.5}}$ (Fig. 307 *B*) dotterreiche Entodermzellen. Die äusseren Theilproducte $A^{7.6}$, $A^{\underline{7.6}}$ sind heller und plasmareicher. Obgleich sie nichts von der Substanz des gelben Halbmondes enthalten, so werden sie doch von Castle, dem Conklin nachfolgt, als Mesenchymzellen betrachtet.

Das vorderste Paar von Mesodermzellen ($B^{6.2}$, $B^{\underline{6.2}}$ in Fig. 307 *A*), welches die Vorderenden des gelben Halbmondes einnimmt, wird differentiell mit fast vertical gestellter Spindel getheilt. Es entsteht eine an gelber Substanz reiche, mehr ventralwärts, d. h. am Aequator gelegene Zelle $B^{7.4}$, $B^{\underline{7.4}}$ (Fig. 307 *B*), welche ihrer späteren Bestimmung nach als Muskelzelle zu bezeichnen ist, da aus ihren Descendenten Zellen der Schwanzmusculatur hervorgehen und eine an gelber Substanz ärmere Zelle $B^{7.3}$, $B^{\underline{7.3}}$ in Fig. 307 *B*, welche als Mesenchymzelle angesprochen werden kann. Ganz ähnlich ist die Theilung der dahinter folgenden Zelle $B^{6.4}$, $B^{\underline{6.4}}$ (Fig. 307 *A*), welche ebenso eine

Muskelzelle $B^{7.8}$, $B^{\underline{7.8}}$ und eine Mesenchymzelle $B^{7.7}$, $B^{\underline{7.7}}$ in Fig. 307 *B* liefert. Erst ganz spät erfolgt die Theilung von $B^{6.3}$, $B^{\underline{6.3}}$. Sie ist inäqual, indem von einer grösseren, an gelber Substanz reicheren Zelle $B^{7.5}$, $B^{\underline{7.5}}$ eine kleinere, helleres Protoplasma enthaltende Zelle $B^{7.6}$, $B^{\underline{7.6}}$ abgeschnürt wird. Die Anlage dieser kleinen Zelle ist schon in frühen Furchungsstadien als hervorragende helle Kuppe bemerkbar (vgl. Fig. 308 und 309), und als Landmarke wichtig. Beide Theilungsproducte werden von CONKLIN als Mesenchymzellen in Anspruch genommen, während CASTLE die grössere Tochterzelle $B^{7.5}$, $B^{\underline{7.5}}$, welche bei Cynthia durch ihren reichen Gehalt an gelber Substanz den Muskelzellen ähnlich ist, seinem neuromusculären Ring zurechnet.

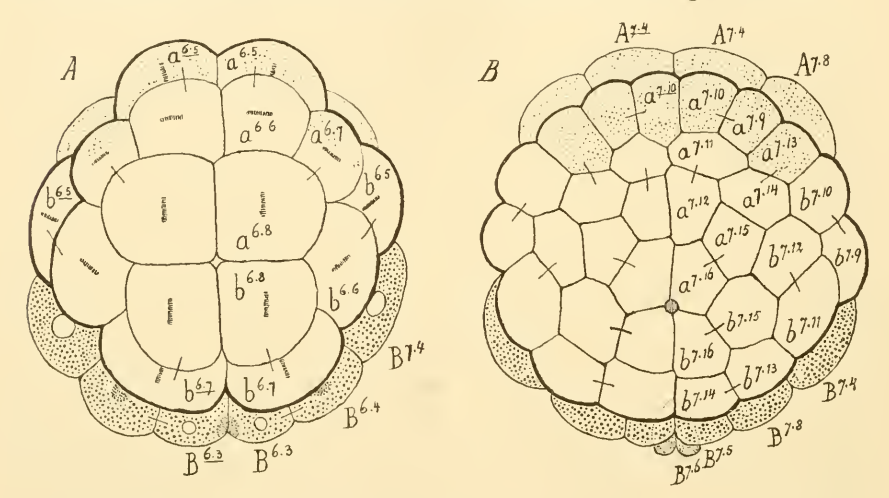


Fig. 309. Zwei Furchungsstadien von Cynthia partita in der Ansicht vom animalen Pole (ventrale Hälfte). (Nach CONKLIN.)

A Stadium 32, die Spindeln zur nächstfolgenden Theilung sind durch die Aequatorialplatten gekennzeichnet. Vgl. Fig. 308 *B* und bezüglich der am Rande vorsehenden Zellen der dorsalen (vegetativen) Hälfte Fig. 307 *A*.

B Stadium 64. Die Neuralplattenanlage durch feine Punktirung, die Mesodermanlage durch gröbere Punktirung gekennzeichnet. Bezüglich der am Rande vorsehenden Zellen der vegetativen (dorsalen) Platte vgl. Fig. 307 *B*.

Die 6. Theilung der Zellen der animalen (ventralen) Sphäre liefert ziemlich gleichartige Theilproducte. Die Lage der Spindeln ist aus Fig. 309 *A* zu ersehen. In den 4 Zellen, welche den animalen Pol berühren ($a^{6.8}$, $a^{\underline{6.8}}$, $b^{6.8}$, $b^{\underline{6.8}}$) stehen die Spindeln transversal. Ebenso in dem vordersten und hintersten Zellenpaare ($a^{6.5}$, $a^{\underline{6.5}}$, $b^{6.7}$, $b^{\underline{6.7}}$ in Fig. 309 *A*). Nur in dem zweiten Zellenpaare, welches an die Medianebene grenzt ($a^{6.6}$, $a^{\underline{6.6}}$), stehen die Spindeln der Medianebene parallel. In den 3 lateral gelagerten Zellen $a^{6.7}$, $b^{6.5}$, $b^{6.6}$ und $a^{\underline{6.7}}$, $b^{\underline{6.5}}$, $b^{\underline{6.6}}$ (Fig. 309 *A*) nehmen die Spindeln eine aus der Abbildung zu ersehende schräge Lage ein. Die vollzogene 6. Theilung und die Configuration der nun aus 32 Zellen bestehenden animalen Hälfte ist aus Fig. 309 *B* zu ersehen. Besondere Erwähnung verdienen die 6 Zellen am vorderen Rande, welche die Anlage des vorderen Theils der Neuralplatte darstellen. Von ihnen sind die 4 inneren Zellen $a^{7.9}$, $a^{\underline{7.9}}$, $a^{7.10}$, $a^{\underline{7.10}}$ durch Theilung aus $a^{6.5}$ (Fig. 309 *A*) hervorgegangen, während die beiden lateralen ($a^{7.13}$, $a^{\underline{7.13}}$) einer differentiellen Theilung

der Zelle $a^{6.7}$, $a^{\underline{6.7}}$ entstammen, welche sich in eine Neuralplattenzelle und eine gewöhnliche Ectodermzelle getheilt hat. Die Anlage der ganzen Neuralplatte besteht nun aus 2 bogenförmigen, aneinander grenzenden Zellreihen, von denen eine über, die andere unter dem Aequator gelegen ist. Die Reihe der animalen Hemisphäre (die Anlage des vorderen Theils der Neuralplatte) besteht aus den eben erwähnten 6 Zellen $a^{7.10}$, $a^{\underline{7.10}}$, $a^{7.9}$, $a^{\underline{7.9}}$, $a^{7.13}$, $a^{\underline{7.13}}$, während die Reihe der vegetativen Hemisphäre (die Anlage des hinteren Theils der Neuralplatte) aus 4 Zellen ($A^{7.4}$, $A^{\underline{7.4}}$, $A^{7.8}$, $A^{\underline{7.8}}$ in Fig. 309 *B*) besteht (vgl. auch Fig. 312 *A*).

Der Embryo zeigt nun folgende Zusammensetzung.

Ventrale Hemisphäre (Fig. 309 *B*):
26 Ectodermzellen, plasmareich,
6 Neuralplattenzellen, plasmareich.

Dorsale Hemisphäre (Fig. 307 *B*):
10 Entodermzellen, dotterreich,
4 Chordazellen, dotterreich,
4 Neuralplattenzellen, plasmareich,
6 Mesenchymzellen, licht gelb,
2 vordere Mesenchymzellen mit hellem Plasma ($A^{7.6}$, $A^{\underline{7.6}}$),
2 hintere Mesenchymzellen mit hellem Plasma ($B^{7.6}$, $B^{\underline{7.6}}$),
4 Muskelzellen, tief gelbes Plasma,
———
64 Zellen.

Als erste Vorbereitung der nun bald einsetzenden Gastrulation kann es betrachtet werden, dass nun die Zellen der dorsalen Hemisphäre sich aneinander drängen und eine hohe prismatische Gestalt annehmen, während die Ectodermzellen flacher und breiter werden (vgl. Fig. 312).

Zum Zwecke eines genaueren Verständnisses der Art und Weise, wie sich die hier gegebenen Furchungsbilder von einander ableiten, dürfte es dem Leser erwünscht sein, über das hier zur Verwendung kommende Kofoid'sche System der Blastomerenbezeichnung Einiges zu erfahren. Wir haben allerdings schon früher (p. 33, 49 u. 57) darüber gesprochen. Vielleicht können wir am besten an unsere Fig. 26 (p. 50, Furchung von Asplanchna) anknüpfen. Jede Zelle erhält zwei Exponenten. Der 1. Exponent bezeichnet die betreffende Zellgeneration, wobei das Ei als erste Generation gerechnet wird. Die Zellen des Stadiums 4 gehören der dritten Generation an, die des Stadiums 8 der vierten etc. (vgl. Fig. 26 *B* u. Fig. 26 *D* p. 50). Dementsprechend haben alle Zellen des Stadiums 16 als 1. Exponenten 5 (vgl. Fig. 306 u. 308 *A*), die des Stadiums 32 tragen den 1. Exponenten 6 (vgl. Fig. 308 *B* u. 307 *A*), die des Stadiums 64 den 1. Exponenten 7 (Fig. 307 *B* u. 309 *B*) etc. Bezüglich des 2. Exponenten ist Folgendes zu bemerken. Man kann von der Fiction ausgehen, dass jeder Embryo aus Quartetten (Kreisen von je 4 Zellen) zusammengesetzt ist, welche wie Stockwerke über einander liegen. Für viele Fälle, so besonders beim Spiraltypus trifft das ja auch thatsächlich zu. Der 2. Exponent bezeichnet das Stockwerk, in welchem die betreffende Zelle liegt. So besteht beispielsweise das Stadium 8 aus zwei Stockwerken. Die Zellen des unteren, vegetativen Kranzes erhalten den 2. Exponenten 1, die des animalen Kranzes den 2. Exponenten 2 (vgl. Fig. 26 *D*, p. 50). Im Stadium 16 finden wir vier solcher übereinander liegender Quartette.

Sie erhalten von unten nach oben die 2. Exponenten 1, 2, 3, 4 (vgl. Fig. 26 *E* u. *F* p. 50). Immer tragen die 4 Zellen um den vegetativen Pol den 2. Exponenten 1 (so z. B. in Fig. 307 *A*: $A^{6.1}$, $A^{\underline{6.1}}$, $B^{6.1}$, $B^{\underline{6.1}}$ oder in Fig. 307 *B*: $A^{\underline{7.1}}$, $A^{7.1}$, $B^{7.1}$, $B^{\underline{7.1}}$, vgl. auch Fig. 312 *B*). Die 4 Zellen um den animalen Pol repräsentiren das oberste Stockwerk. Sie müssen im Stadium 16 den 2. Exponenten 4 bekommen (vgl. Fig. 308 *A*: $a^{5.4}$, $a^{\underline{5.4}}$, $b^{5.4}$, $b^{\underline{5.4}}$ oder in Fig. 26 *F*, p. 50: $b^{5.4}$, $c^{5.4}$, wo sich $d^{5.4}$ bereits weiter getheilt hat. Diese Zelle würde $d^{6.7}$ und $d^{6.8}$ geliefert haben). Im Stadium 32, wo wir theoretisch acht über einander liegende Quartette annehmen können, erhalten die 4 Zellen um den animalen Pol den 2. Exponenten 8 (z. B. in Fig. 308 *B*: $a^{6.8}$, $a^{\underline{6.8}}$, $b^{6.8}$, $b^{\underline{6.8}}$). Da bei jeder Theilung die Zahl der Stockwerke oder Quartette verdoppelt wird, so wird der 2. Exponent der Tochterzellen immer ungefähr das Doppelte von dem 2. Exponenten der Mutterzelle betragen.

Aus diesen Ueberlegungen ergeben sich für die Bezeichnung der Zellen folgende allgemeine Regeln: Es sei die Bezeichnung der Mutterzelle bekannt, welche Bezeichnung werden dann die Tochterzellen zu führen haben? Man findet den 1. Exponenten der Tochterzellen, indem man den 1. Exponenten der Mutterzelle um 1 vermehrt, denn die Tochterzellen gehören ja jetzt der nächstfolgenden Generation an. Die obere, mehr dem animalen Pol genäherte Tochterzelle erhält als 2. Exponenten das Doppelte des 2. Exponenten der Mutterzelle. Die untere (mehr gegen den vegetativen Pol gelegene) Tochterzelle erhält als 2. Exponenten das Doppelte des 2. Exponenten der Mutterzelle weniger 1. So theilt sich beispielsweise $b^{5.4}$ in Fig. 308 *A* in die beiden Tochterzellen $b^{6.8}$ und $b^{6.7}$ der Fig. 308 *B*.

Von den beiden Tochterzellen erhält also die obere immer eine gerade Zahl als 2. Exponenten, die untere eine ungerade Zahl (um 1 weniger, als das Doppelte des 2. Exponenten der Mutterzelle). Wenn die Theilung rein meridional verläuft (also mit horizontal gelagerter Spindel), in welchem Falle man keine der beiden Tochterzellen als obere oder untere bezeichnen kann, so erhält die dextral[1]) gelegene Tochterzelle die gerade Zahl als 2. Exponenten, wenn sie einer Generation von gerader Zahl angehört. Treten die beiden Tochterzellen in eine Generation von ungerader Zahl ein, so erhält die sinistral gelegene Tochterzelle (bei meridionaler Theilung) den geraden 2. Exponenten.

Es sei die Bezeichnung einer Zelle bekannt, und man wünscht die Bezeichnung der Mutterzelle zu finden. In diesem Falle wird der 1. Exponent um 1 vermindert, der 2. Exponent, wenn er eine gerade Zahl ist, wird durch 2 dividirt. Wenn der 2. Exponent eine ungerade Zahl ist, so muss man 1 hinzuaddiren und das Resultat durch 2 dividiren, z. B. $b^{7.15}$ in Fig. 309 *B* stammt von $b^{6.8}$.

Diese Bemerkungen dürften genügen, um dem Leser das Verständniss des Furchungsverlaufes nach unseren Abbildungen zu erleichtern. Wer sich eingehender über Kofoid's System der Bezeichnungsweise orientiren will, sei auf Kofoid's Schrift: On some laws of cleavage in Limax, Proced. Amer. Acad. Boston. Vol. 29. 1894, und bezüglich der Ascidien auf Conklin, The organization and cell-lineage of the Ascidian egg, Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia (2) Vol. 13. 1905 p. 37, verwiesen.

---

1) Bezüglich der Bedeutung der Ausdrücke „dextral“ und „sinistral“ vgl. oben p. 56.

Stadium 76. Die nun folgende 7. Theilung erfolgt in verschiedenen Etappen. Es wird zunächst ein Stadium von 76, dann ein solches von 112 Zellen erreicht.

Das Stadium 76 wird durch Theilungen erreicht, welche ausschliesslich in der dorsalen Hemisphäre vor sich gehen, während die ventrale Hemisphäre auf der Stufe der Fig. 309 *B* verbleibt. Zunächst theilen sich in den beiden vorderen Quadranten (Fig. 307 *B*) der dorsalen Zellplatte die beiden Paare von Neuralplattenzellen ($A^{7.8}$, $A^{7.4}$) [1]) und die beiden Paare von Chordazellen ($A^{7.7}$, $A^{7.3}$). In den hinteren Quadranten theilen sich jene beiden Zellpaare, welche die Vorderenden des gelben Halbmondes einnehmen, nämlich die Muskelzelle $B^{7.4}$ und die Mesenchymzelle $B^{7.3}$ Fig. 307 *B* jederseits. Die Spindeln stehen in allen diesen Zellen im Allgemeinen dem Aequator und der Eioberfläche parallel; nur in $B^{7.3}$ (der Mesenchymzelle) nehmen sie eine etwas schräge Lage ein. Man kann sich von der Lage der Spindeln eine ungefähre Vorstellung machen, wenn man in Fig. 311 *A* die Verbindungsstriche zwischen den zusammengehörigen Tochterzellen der 8. Generation ($A^{8 \cdots}$, $B^{8 \cdots}$) ins Auge fasst. Die Neuralplattenanlage der dorsalen Hemisphäre besteht jetzt aus einem halbkreisförmigen Bogen von 8 Zellen, welche das Vorderende der vegetativen Platte umsäumen (Fig. 311 *A*, $A^{8.7}$, $A^{8.8}$, $A^{8.15}$, $A^{8.16}$). Eine ganz ähnliche Lagerung hat der Bogen der 8 Chordazellen ($A^{8.5}$, $A^{8.6}$, $A^{8.13}$, $A^{8.14}$).

Die vordere Muskelzelle jederseits ($B^{7.4}$, Fig. 307 *B*) wird äqual getheilt und liefert die hinter einander liegenden Muskelzellen $B^{8.7}$, $B^{8.8}$ (Fig. 311). Die Mesenchymzelle $B^{7.3}$ (Fig. 307 *B*) wird inäqual getheilt. Die vordere, kleinere, etwas nach der Ventralseite verdrängte Tochterzelle $B^{8.6}$ ist dotterreich und wurde von Castle der Chordaanlage (als hintere Chordaanlage) zugerechnet. Conklin musste ihr späteres Schicksal unentschieden lassen, doch rechnet er sie provisorisch den Mesenchymzellen zu. Die grössere hintere Tochterzelle $B^{8.5}$ (Fig. 311) ist mehr plasmatisch. Aus ihr geht später Mesenchym hervor.

Damit hat der Embryo das Stadium 76 erreicht, auf welches sich unsere Figuren 309 *B* und 311 *A* beziehen. Auch die Seitenansicht Fig. 312 *A* steht ihm sehr nahe. Dies Stadium besteht zum Theil aus Zellen der 7., zum Theil aus solchen der 8. Generation. Es lässt sich in folgende Uebersicht bringen:

Ventrale Hemisphäre (Fig. 309 *B*):		
Ectoderm		7. Generation 26 Zellen
Neuralplatte		7. „ 6 „
Dorsale Hemisphäre (Fig. 311 *A*):		
Entoderm		7. „ 10 „
Chorda	8. Generation 8 Zellen	
Neuralplatte	8. „ 8 „	
Muskelzellen	8. „ 4 „	7. „ 2 „
Mesenchymzellen	8. „ 4 „	7. „ 8 „
	8. Generation: 24 Zellen	7. Generation: 52 Zellen
		in Summa 76 Zellen

1) Da die Bezeichnungsweise für die entsprechenden Zellen der rechten und linken Körperseite die gleiche ist und sich nur dadurch unterscheidet, dass bei den Zellen der rechten Körperseite die Exponenten unterstrichen werden, so werden wir von nun an der Einfachheit halber nur die Bezeichnung der linken Körperseite anführen. Also beispielsweise für die 4 Chordazellen der Fig. 307 *B* nur ($A^{7.7}$, $A^{7.3}$) statt ($A^{7.7}$, $A^{\underline{7.7}}$, $A^{7.3}$, $A^{\underline{7.3}}$).

Im Allgemeinen ist bezüglich der Configuration dieses Stadiums Folgendes zu bemerken: die ventrale, animale Platte, welche in früheren Stadien (Fig. 308 *B*) kleiner war, als die dorsale Platte, breitet sich nun aus. Ihre Zellen werden flacher und beginnen die vegetative Platte, die nun aus hohen, prismatischen Zellen besteht, zu überwachsen (Fig. 312). Besonders seitlich schiebt sich ein Fortsatz der Ectodermplatte dorsalwärts vor ($b^{7.9}$ in Fig. 312 *A*, $b^{8.17}$ in Fig. 311 *A*).

Die vegetative Platte (Fig. 311 *A*) besteht aus 10 dotterreichen Entodermzellen im Centrum ($A^{7.2}$, $A^{7.1}$, $B^{7.1}$, $B^{7.2}$ und $A^{7.5}$), denen sich vorn der Halbkreis der Chordazellen ($A^{8.5}$, $A^{8.6}$, $A^{8.13}$, $A^{8.14}$) und noch weiter nach vorn der Bogen der hinteren Hälfte der Neuralplatte ($A^{8.7}$, $A^{8.8}$, $A^{8.15}$, $A^{8.16}$) anschliesst. Hinten werden die Entodermzellen von der bogenförmigen Mesodermanlage umschlossen. Dieselbe besteht aus dem inneren Bogen der Mesenchymzellen und dem äusseren, hinten unterbrochenen Bogen der Muskelzellen. Von

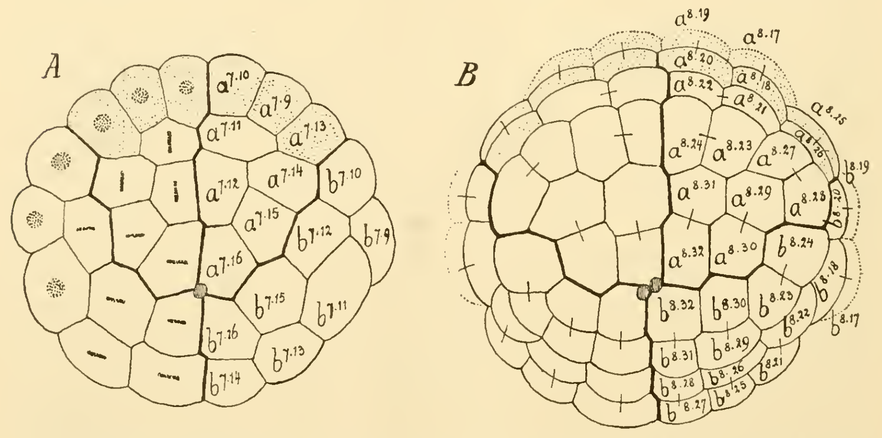


Fig. 310. Furchung von Cynthia partita, animale Hälfte. (Nach Conklin.) *A* animale Platte des Stadiums 64 (vgl. Fig. 309 *B*), linkerseits die Spindeln für die 7. Theilung durch die eingezeichneten Aequatorialplatten gekennzeichnet.

B Stadium 112. Es finden sich hier vorn und seitlich am Rande der Vollständigkeit halber einige Zellen eingezeichnet, welche in Wirklichkeit bei der Ansicht vom animalen Pole nicht sichtbar sind. Sie sind mit punktirten Umrissen gegeben. Die Zellen der Neuralplatte fein punktirt.

den Mesenchymzellen enthält die vorderste $A^{7.6}$ und die kleine hinterste $B^{7.6}$ nichts von der Substanz des gelben Halbmondes. Sie erscheinen mehr plasmatisch. Die übrigen Mesenchymzellen enthalten bei Cynthia partita gelbe Substanz, doch nicht in so dichter Menge wie die Muskelzellen. Die hintere Zelle $B^{7.5}$ ist an gelber Substanz so reich, wie die Muskelzellen. Sie wurde in der That von Castle seinem neuromusculären Ringe zugerechnet. Conklin hält sie für eine Mesenchymzelle. Der Mesenchymbogen besteht sonach jetzt aus 12 Zellen ($A^{7.6}$, $B^{8.6}$, $B^{8.5}$, $B^{7.7}$, $B^{7.5}$, $B^{7.6}$). Der äussere musculäre Bogen enthält jederseits 3 an gelber Substanz besonders reiche Zellen ($B^{8.8}$, $B^{8.7}$, $B^{7.8}$). Castle war der Ansicht, dass diese Zellen später Muskelzellen liefern und überdies zur Verlängerung der Neuralplattenanlage nach hinten beitragen, daher er von einem neuromusculären Ringe

spricht und diese Zellen als Neuromuskelzellen bezeichnet. Es klingt hier etwas von der älteren Ansicht VAN BENEDEN's und JULIN's an, wonach eine den Blastoporus rings umsäumende Neuralplattenanlage vorhanden sein sollte (vgl. Spec. Theil, 1. Aufl., p. 1274, Fig. 741). CONKLIN konnte sich von einer derartigen Betheiligung der in Rede stehenden Zellen an der Bildung des Centralnervensystems nicht überzeugen und betrachtet dieselben als reine Muskelbildner.

Der äussere Bogen der Muskelzellen ($B^{8.8}$, $B^{8.7}$, $B^{7.8}$) schliesst sich vorne nicht direct an den Bogen der Neuralplatte ($A^{8.16}$, $A^{8.15}$, $A^{8.8}$, $A^{8.7}$) an. Die vegetative Platte besitzt hier jederseits eine Kerbe, in welche von der ectodermalen Seite her die Ectodermzellen $b^{8.17}$ hineinreichen.

Stadium 112. Es theilen sich nun sämmtliche Zellen der ventralen Hemisphäre (Fig. 310). Die Lage der Spindeln ist aus Fig. 310 *A* zu ersehen. In den hinteren Quadranten stehen alle Spindeln

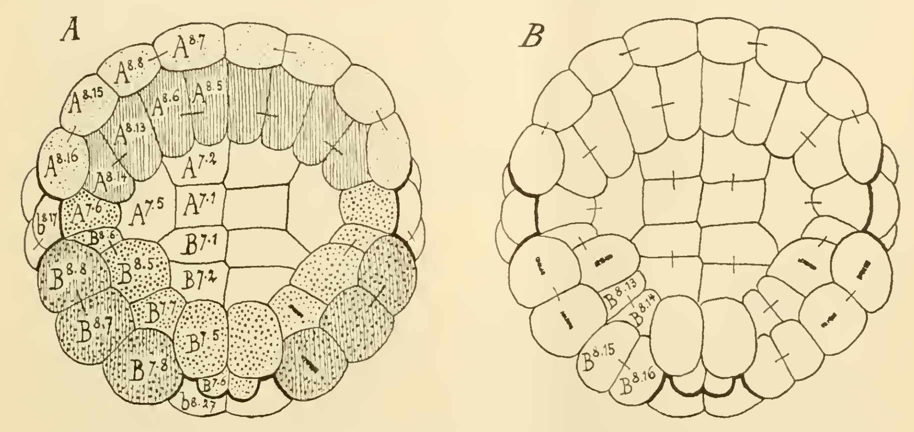


Fig. 311. Dorsalansicht eines Keimes von Cynthia partita im Stadium 76 und 112. (Nach CONKLIN.) Vgl. Fig. 307 *B*.

A vegetative Keimeshälfte des Stadiums 76. Neuralplatte fein punktirt, Chordaplatte gestrichelt, Mesenchymzellen gröber gepunktet, Muskelzellen punktirt-gestrichelt. In Wirklichkeit ist das abgebildete Stadium schon im Uebergang zu Stadium 112 begriffen.

B vegetative Platte im Stadium 112. Es sind nur die Bezeichnungen für die durch Theilung neu hinzugekommenen Zellen eingesetzt, im übrigen vergleiche man die nebenstehende Fig. *A*.

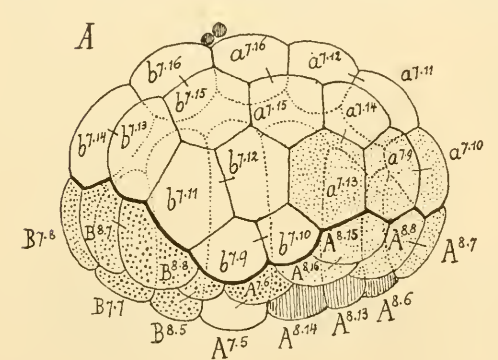
der Medianebene parallel, also antero-posterior gerichtet, mit Ausnahme der 3 randständigen Zellen $b^{7.10}$, $b^{7.9}$, $b^{7.11}$, welche der Dorsalplatte zunächst liegen und sich zwischen die Muskelzellen hinten und die Neuralplattenzellen vorn einschieben (vgl. Fig. 312 *A*). In ihnen stehen die Spindeln ungefähr vertical. In den vorderen Quadranten sind die Spindeln in einer vor dem animalen Pol gelegenen Querreihe von 4 Zellen ($a^{7.16}$, $a^{7.15}$) antero-posterior gerichtet. In der weiter vorn sich anschliessenden Querreihe von 4 Zellen ($a^{7.12}$, $a^{7.14}$) stehen die Spindeln transversal. Sie stehen auch transversal in dem noch weiter vorn sich anschliessenden Zellenpaare $a^{7.11}$. In dem Bogen der 6 Neuralplattenzellen (vorderer Abschnitt der Neuralplattenanlage $a^{7.13}$, $a^{7.9}$, $a^{7.10}$) stehen die Spindeln vertical (dorsoventral). Wenn sie sich theilen, so giebt das zwei über einander gelegene

Bögen von Neuralplattenzellen von je 6 Zellen (Fig. 310 *B*, $a^{8.25}$, $a^{8.26}$, $a^{8.17}$, $a^{8.18}$, $a^{8.19}$, $a^{8.20}$). Durch diese Theilungen wird die animale (ventrale) Keimeshälfte auf die Zahl von 64 Zellen gebracht (Fig. 310 *B*).

Bald darauf theilt sich in der dorsalen (vegetativen) Hemisphäre die hintere Muskelzelle $B^{7.8}$ und die Mesenchymzelle $B^{7.7}$. Man sieht die Spindeln dieser Theilung in Fig. 311 *A* auf der rechten Seite angedeutet und die Theilung in Fig. 311 *B* vollzogen. Es entstehen die Muskelzellen $B^{8.15}$, $B^{8.16}$, die Mesenchymzellen $B^{8.13}$ und $B^{8.14}$. Die Zellenzahl des Embryos ist nun auf 112 gebracht.

Ventrale Hemisphäre (Fig. 310 *B*):				
Ectoderm	8. Generation	52 Zellen		
Neuralplatte	8. „	12 „		
Dorsale Hemisphäre (Fig. 311 *B*):				
Endoderm	. . . . . .	. . . . . .	7. Generation	10 Zellen
Chorda	8. Generation	8 Zellen		
Neuralplatte	8. „	8 „		
Muskelzellen	8. „	8 „		
Mesenchym	8. „	8 „	7. „	6 „
	8. Generation	96 Zellen,	7. Generation	16 Zellen
			in Summa:	112 Zellen

Die meisten Zellen des Embryos gehören nun der 8. Generation an. In der 7. Generation sind noch verblieben die 10 Entodermzellen ($B^{7.2}$, $B^{7.1}$, $A^{7.1}$, $A^{7.2}$, $A^{7.5}$ Fig. 311 *A*) und 6 Mesenchymzellen, darunter die beiden vorderen $A^{7.6}$ und 4 hinten medianwärts gelegene $B^{7.5}$, $B^{7.6}$. Alle diese Zellen, mit Ausnahme der kleinen Zelle $B^{7.6}$, theilen sich nun sehr bald und treten in die 8. Generation ein. Inzwischen haben aber andere Zellen durch neue Theilungen Tochterzellen der 9. Generation geliefert.



B

Fig. 312. *A* linke Seitenansicht eines Embryos von Cynthia partita im Stadium 76 bis 112. Die Grenze zwischen der animalen und der vegetativen Hemisphäre schärfer contourirt. Neuralplatte fein punktirt, Mesoderm grob punktirt, Chorda gestrichelt. *B* Stadium 112 im Mediauschnitt.
Beide Figuren nach CONKLIN.

Mit dem Stadium 112 setzen die Processe der Gastrulation ein. Die 10 Entodermzellen und die 4 hinteren Mesenchymzellen $B^{7.5}$, $B^{7.6}$ liegen nun schon auf einem tieferen Niveau. Wenn wir die Fig. 312

betrachten, so sehen wir, dass das Blastocöl ein so enger Spalt ist, dass von einer Einstülpung der Entodermzellen keine Rede sein kann. Das Blastulastadium der Ascidien ist eine zweischichtige Platte. Wir können es dem von BÜTSCHLI aufgestellten Typus der Placula zurechnen. Wie in solchen Fällen immer, z. B. bei Cucullanus und den Lumbriciden, ist auch hier die Versenkung der vegetativen (entodermalen) Zellplatte der Wirksamkeit zweier Faktoren zuzuschreiben: 1) einer Einkrümmung der entodermalen Platte und 2) einer Ueberwachsung derselben durch den Rand des ectodermalen Zellenfeldes, welches sich nun immer mehr ausbreitet.

Stadium 132. Es theilen sich zunächst die beiden vorderen Muskelzellen an jeder Seite ($B^{8.8}$, $B^{8.7}$ in Fig. 311. In Fig. 311 *B* ist die Lage der Spindeln für diese Theilung zu ersehen). Die Spindeln stehen ungefähr transversal. Es entstehen die 4 Muskelzellen $B^{9.16}$, $B^{9.15}$, $B^{9.14}$, $B^{9.13}$ (Fig. 313), von denen die beiden inneren $B^{9.15}$ und $B^{9.13}$ infolge des Gastrulationsprocesses bald mehr in die Tiefe verlagert werden.

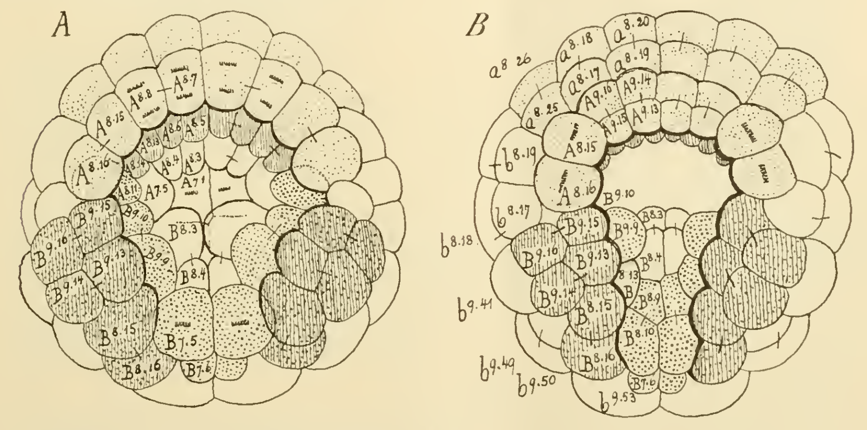


Fig. 313. Ansichten der Dorsalseite zweier Gastrulastadien von Cynthia partita. (Nach CONKLIN.)
A Stadium von 124 Zellen.
B „ „ 180 „

Gleichzeitig theilt sich die grosse Mesenchymzelle $B^{8.5}$ (Fig. 311, in Fig. 311 *B* die Spindeln für diese Theilung). Es entstehen die Zellen $B^{9.9}$ und $B^{9.10}$ in Fig. 313.

Inzwischen holen die Zellen der 7. Generation ihre Theilung nach. Zunächst theilt sich die vorderste Mesenchymzelle $A^{7.6}$ (Fig. 311) mit dorsoventral gestellter Spindel. Es entstehen die Tochterzellen $A^{8.12}$ und $A^{8.11}$ (vgl. $A^{8.11}$ in Fig. 313 *A* und 314 *A*. $A^{8.12}$ liegt tiefer und ist verdeckt).

Von den Entodermzellen theilt sich das vordere Paar $A^{7.2}$ (Fig. 311 *A*) mit transversal gestellter Spindel und liefert $A^{8.3}$, $A^{8.4}$ (Fig. 313 *A*) und das hinterste Paar $B^{7.2}$ (Fig. 311 *A*) mit antero-posterior gestellter Spindel, aus welcher Theilung die Zellen $B^{8.3}$, $B^{8.4}$ (Fig. 313) resultiren.

Etwas später werden die 4 Entodermzellen um den vegetativen Pol ($A^{7.1}$, $B^{7.1}$ in Fig. 311 *A*) mit antero-posterior gestellter Spindel

getheilt (vgl. die Spindeln in $A^{7.1}$ in Fig. 313 *A*). Auch die seitliche Zelle $A^{7.5}$ theilt sich wahrscheinlich mit antero-posterior gerichteter Spindel.

In Fig. 313 *A* zeigt die hintere mediane Mesenchymzelle $B^{7.5}$ eine antero-posterior gerichtete Spindel. Die Theilung ist in Fig. 313 *B* durchgeführt. Es sind die Zellen $B^{8.10}$, $B^{8.9}$ entstanden.

Wenn diese Theilungen durchgeführt sind, so befinden sich alle Zellen in der 8. Generation, mit Ausnahme der kleinen hinteren Mesenchymzelle $B^{7.6}$, die sich überhaupt nicht mehr theilt, und von 8 Muskelzellen ($B^{9.16}$, $B^{9.15}$, $B^{9.14}$, $B^{9.13}$) und 4 Mesenchymzellen ($B^{9.9}$, $B^{9.10}$), welche der 9. Generation angehören.

Uebersicht über dies wenig scharf begrenzte Stadium:

Ventrale Hemisphäre (Fig. 310 *B*):			
Ectoderm		8. Gen. 52 Zellen	
Neuralplatte		8. „ 12 „	
Dorsale Hemisphäre (Fig. 313 *A*):			
Entoderm		8. Gen. 20 Zellen	
Chorda		8. „ 8 „	
Neuralplatte		8. „ 8 „	
Muskelzellen	9. Gen. 8 Zellen	8. „ 4 „	
Mesenchym	9. „ 4 „	8. „ 14 „	7. Gen. 2 Zellen
	9. Gen. 12 Zellen	8. Gen. 118 Zellen	7. Gen. 2 Zellen
			in Summa 132 Zellen

Stadium 218. Zunächst werden die Neuralplattenzellen der dorsalen Hemisphäre getheilt, und zwar die medianen etwas früher als die lateralen (die Spindeln der medianen in Fig. 313 *A*, die der lateralen in Fig. 313 *B*). Es entsteht ein doppelter Bogen von je 8 Neuralplattenzellen der dorsalen Hemisphäre (Fig. 314 *A*).

Es theilen sich hierauf in Etappen sämmtliche 64 Ectodermzellen. Durch diese Theilung geht die Neuralplattenanlage der ventralen Hemisphäre (vorderer Theil der Neuralplatte) in 4 hinter einander liegende Reihen von je 6 Zellen über.

Dann werden die 8 Chordazellen mit dorsoventral gestellter Spindel getheilt (Fig. 314 *B*). Die Chordaanlage besteht nun aus 2 über einander liegenden Bogen von je 8 Zellen, von denen der obere, dem Blastoporusrand genäherte in Folge des Vorwachsens der anterodorsalen Urmundlippe bald etwas weiter nach hinten rückt, als der untere.

Es folgen dann auch noch Theilungen in den 6 vorderen Entodermzellen $A^{8.2}$, $A^{8.3}$ und $A^{8.4}$. Der Embryo wird auf diese Weise auf 218 Zellen gebracht. Dessen Uebersicht:

Ventrale Hemisphäre:			
Ectoderm	9. Gen. 104 Zellen		
Neuralplatte	9. „ 24 „		
Dorsale Hemisphäre:			
Entoderm	9. Gen. 12 „	8. Gen. 14 Zellen	
Chorda	9. „ 16 „		
Neuralplatte	9. „ 16 „		
Muskelzellen	9. „ 8 „	8. „ 4 „	
Mesenchym	9. „ 4 „	8. „ 14 „	7. Gen. 2 Zellen
	9. Gen. 184 Zellen	8. Gen. 32 Zellen	7. Gen. 2 Zellen
			in Summa 218 Zellen

Die meisten Zellen gehören nun der 9. Generation an. In der 8. Generation verbleiben noch 14 Entodermzellen, 4 Muskelzellen und 14 Mesenchymzellen, während die hinteren kleinen Mesenchymzellen $B^{7.6}$ in der 7. Generation verbleiben.

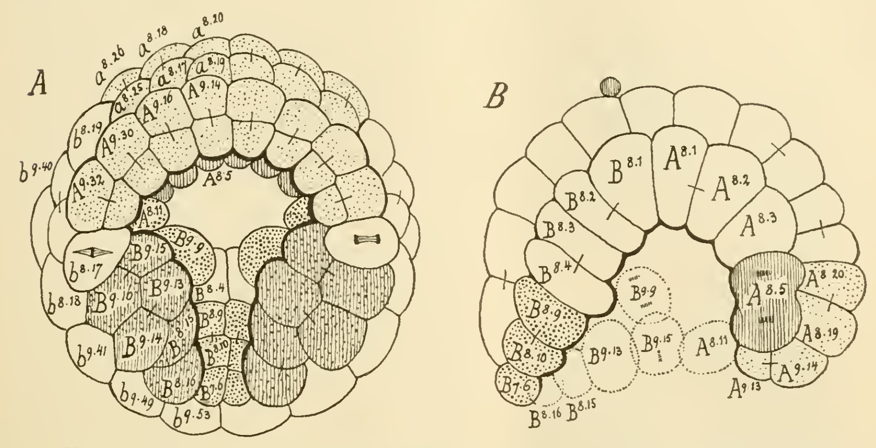


Fig. 314. Späteres Gastrulastadium von *Cynthia partita*. (Nach CONKLIN.) *A* Dorsalansicht, *B* im Medianschnitt. Die Zellen der seitlichen Blastoporusränder durch punktirte Umrisse dargestellt. Neuralplatte fein punktirt, Chorda gestrichelt, Mesenchym grob gepunktet, Muskelzellen punktirt gestrichelt.

Weiter hat CONKLIN die Zellfolgen im Ascidienembryo nicht mehr in allen Einzelheiten verfolgt. Aber schon diese bewunderungswürdigen Untersuchungen liefern nun ein Bild der Zusammensetzung des Embryos, wie es in solcher Exactheit nur für wenige andere Formen des Thierreiches bekannt geworden ist.

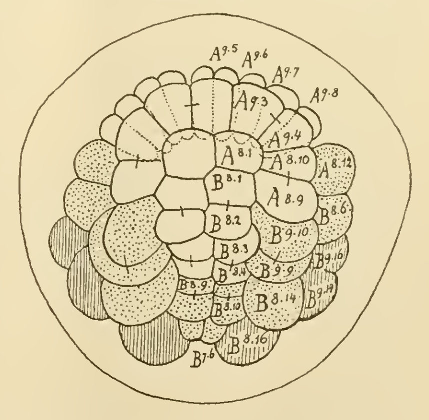


Fig. 315. Ventralansicht eines ähnlichen Stadiums, wie Fig. 314. Doch ist hier das Ectodermmosaik weggelassen. Man erblickt sonach den Urdarm in der Ansicht von der ventralen Seite.

Ueberblicken wir zum Schluss den Aufbau dieses Stadiums. Es stellt eine Gastrula mit rundlichem Umriss dar. Die Gastralhöhle ist vorn vertieft und geht nach hinten in eine von den Mesodermanlagen beiderseits begrenzte Rinne über. Das Entoderm besteht vorn aus 9 Paaren von Zellen. Es sind dies die Zellen $A^{9.5}$, $A^{9.6}$, $A^{9.7}$, $A^{9.8}$, $A^{9.3}$, $A^{9.4}$ (Fig. 315), welche im letzten Stadium durch Theilung aus den Zellen $A^{8.3}$, $A^{8.4}$ und $A^{8.2}$ (vgl. Fig. 313 *A*) hervorgegangen sind, ferner die Zellen $A^{8.1}$, $A^{8.10}$ und $A^{8.9}$, die beiden letzteren im Stadium 132 durch Theilung aus $A^{7.5}$ (Fig. 311) entstanden. Diese 9 Zellenpaare liefern gastrales Entoderm. Ihnen schliessen sich hinten zu beiden Seiten der Medianebene 4 Paare

von Entodermzellen an und zwar $B^{8.1}$, $B^{8.2}$, $B^{8.3}$, $B^{8.4}$ (Fig. 314 *B* und Fig. 315), welche durch Theilung aus $B^{7.1}$ und $B^{7.2}$ (Fig. 311) entstanden sind. Die beiden vorderen Paare $B^{8.1}$ und $B^{8.2}$ werden der gastralen Entodermanlage hinzugezogen, die beiden hinteren $B^{8.3}$ und $B^{8.4}$ liefern den Entodermstrang im Schwanze der Larve. Ihnen schliessen sich hinten 3 Paare von Mesenchymzellen an, $B^{8.9}$ und $B^{8.10}$ (aus $B^{7.5}$ hervorgegangen) und $B^{7.6}$ (Fig. 314 und 315). Die übrigen Mesenchymzellen liegen zu beiden Seiten der hinteren Entodermanlage in 7 Paaren, nämlich von vorn nach hinten: $A^{8.12}$, $A^{8.11}$, $B^{8.6}$, $B^{9.10}$, $B^{9.9}$, $B^{8.13}$, $B^{8.14}$. In Fig. 315 sind von diesen 7 Paaren nur 5 zu sehen, weil $A^{8.11}$ von $A^{8.12}$ und $B^{8.13}$ von $B^{8.14}$ verdeckt wird. Die Muskelanlage besteht aus 6 Paaren grosser Zellen, nämlich: $B^{9.16}$, $B^{9.15}$, $B^{9.14}$, $B^{9.13}$, $B^{8.15}$, $B^{8.16}$, welche noch nicht vom Ectoderm bedeckt sind und am Rande des Blastoporus (vgl. Fig. 313) liegen. Die Chordaanlage besteht aus 16 Zellen, welche einen doppelten Bogen (eine Reihe von 8 Zellen über der anderen gelagert) darstellen. Sie wird an der Oberfläche von der Neuralplatte bedeckt. Letztere besteht aus 6 Zellreihen. Hinten, ganz am Blastoporusrande, finden sich 2 Reihen von 8 Zellen; es ist dies die Neuralplattenanlage der dorsalen Hemisphäre. Weiter vorn folgen 4 Reihen von je 6 Zellen: der Neuralplattenantheil der ventralen Keimeshälfte. Vgl. Fig. 314 *A*, wo von diesen 4 Reihen nur die 2 hinteren zu sehen sind. Noch liegen die Richtungskörperchen hinter der Mitte der ventralen Seite (vgl. Fig. 314 *B*); doch werden sie nun bald nach vorn verschoben.

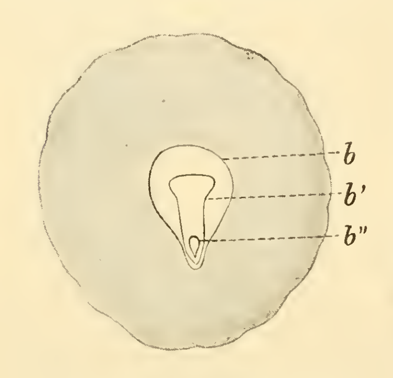
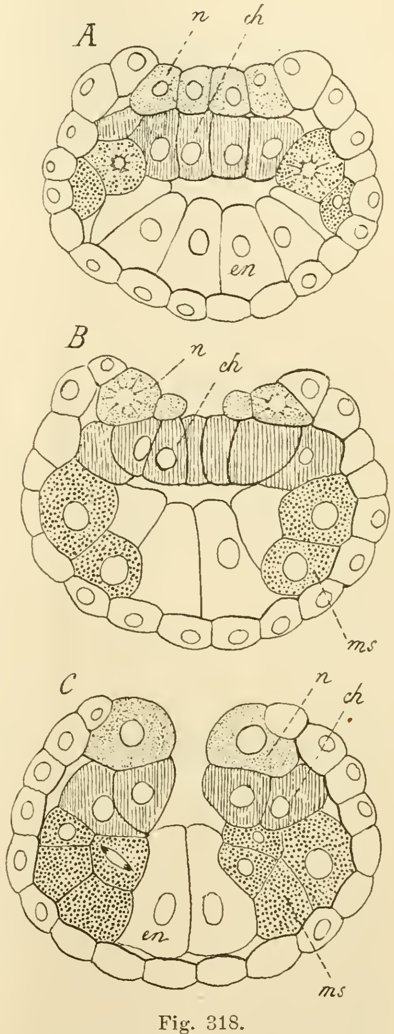


Fig. 316. Dorsalansicht eines Embryos von Clavellina im Stadium des Blastoporusverschlusses. (Nach SEELIGER.)
b, *b'*, *b''* Gestalt des Blastoporus in drei aufeinander folgenden Stadien der Entwicklung.

Ueber die Art des Verschlusses des Blastoporus giebt Fig. 316 nach SEELIGER einige Andeutung. Wir sehen, dass die hintere Urmundlippe ziemlich stationär bleibt und dass die Verengerung des Urmundes auf ein Vorwachsen der vorderen und seitlichen Urmundlippen zurückzuführen ist. Im Anfang hat der Urmund einen ovalen Umriss (*b*); später wird er herzförmig oder schwach **T**-förmig (*b'*), bis schliesslich eine ganz kleine hintere Oeffnung (*b''*) übrig bleibt. Nach CONKLIN ist bei Cynthia partita die **T**-förmige Gestalt des Urmundes besonders ausgeprägt. Der Querbalken des **T** wird durch Vorwachsen der vorderen Urmundlippe geschlossen, während an dem Verschluss des Stammes auch ein seitliches Heranrücken der lateralen Urmundränder, welche derzeit noch von den Muskelzellen eingenommen sind, sich betheiligt (Fig. 317). Im Allgemeinen legt CONKLIN bezüglich des Verschlusses des Blastoporus das Hauptgewicht auf das Vorwachsen der vorderen Urmundlippe. Wie man aus Fig. 317 ersieht, hat hierbei eine wesentliche Gestaltveränderung der Neuralplatte stattgefunden. Während sie in dem Stadium der Fig. 314 noch den vorderen Rand des Urmundes hufeisenförmig umschloss, ist sie jetzt zu einem langgestreckten Zellenstreifen geworden, der sich an der Dorsalseite von

vorn bis gegen den nun schon verkleinerten Urmund ausdehnt. Wir erkennen, dass er aus 8 hintereinander folgenden Querreihen von Zellen besteht, von denen jede etwa aus 6 Zellen zusammengesetzt ist. Wie diese Platte aus der früheren hufeisenförmigen Anlage hervorgegangen ist, ist nicht ganz klar. Doch werden wir wohl annehmen dürfen, dass die Materialverschiebungen im Bereiche der Neuralplatte sich in der Weise vollzogen haben, dass die lateralen Schenkel der hufeisenförmigen Anlage sich in der Medianlinie aneinander gelegt haben. Auf die gleiche Weise dürfte auch die hufeisenförmige Chordaanlage sich in einen dorsomedian verlaufenden Stab umwandeln. Wir nehmen auch für die Ascidien, wie für Amphioxus eine Vereinigung der an den lateralen Urmundrändern gelegenen Anlagen durch Concrescenz an. Bestimmend hierfür sind vor allem die Bilder, welche Castle über die Art des Urmundverschlusses gegeben hat. Wir reproduciren in Fig. 318 drei Quer-



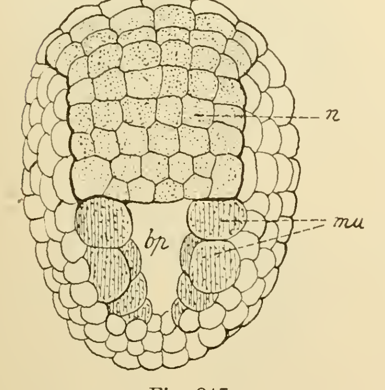


Fig. 317. Fig. 318.

Fig. 317. Späteres Gastrulastadium von Cynthia partita, Dorsalansicht. (Nach Conklin.)

mu Myoblasten, *n* Neuralplatte, *bp* Blastoporus.

Fig. 318. Drei Querschnitte durch ein Gastrulastadium von Ciona intestinalis. (Nach Castle.)

A und *B* durch die Region vor dem Blastoporus, *C* durch den Blastoporus (man vergleiche Fig. 317).

ch Chorda, *en* Enteroderm, *ms* Mesenchym, *n* Neuralplatte.

schnitte durch ein Gastrulastadium, welches ungefähr unserer Fig. 317 entsprechen dürfte. Der vorderste Schnitt Fig. 318 *A* zeigt die dorsale

Wand der Gastrula vollkommen verschlossen, ein weiter hinten folgender Schnitt zeigt zwar die lateralen Anlagen der Chorda vereinigt, aber

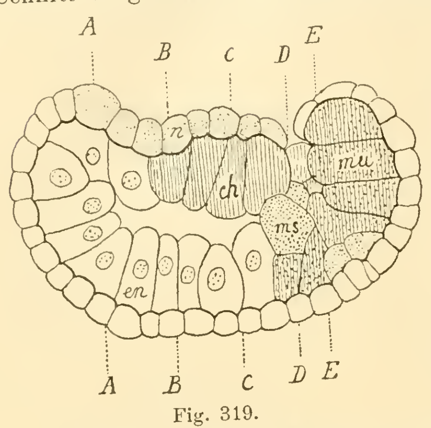


Fig. 319.

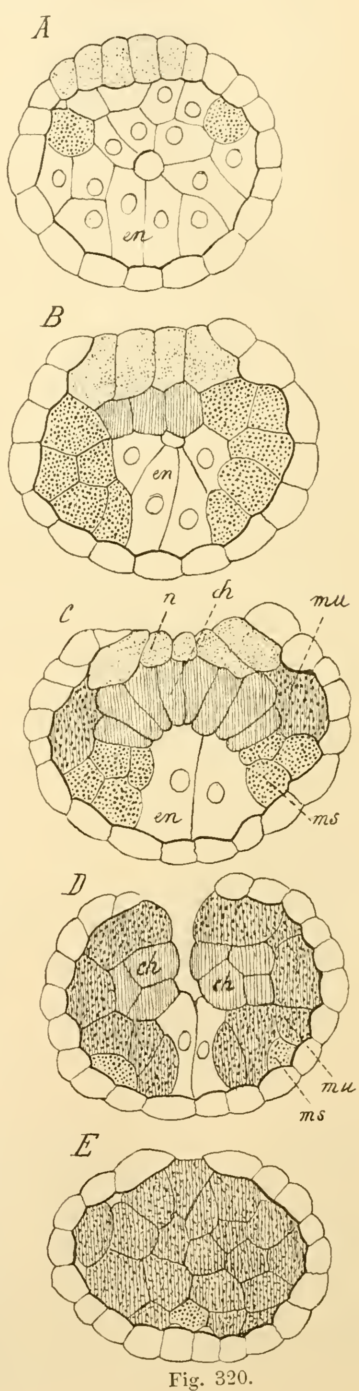


Fig. 320.

Fig. 319. Ungefährer Medianschnitt eines Stadiums mit stark verengtem Blastoporus von Ciona intestinalis. (Nach Castle.)

Die Linien *A* bis *E* kennzeichnen die Horizonte der 5 Querschnitte von Fig. 320.

ch Chorda, *en* Enteroderm, *ms* Mesenchymzellen, *mu* Myoblasten, *n* Neuralplatte.

Fig. 320. Fünf Querschnitte durch einen Embryo von Ciona intestinalis, entsprechend den Horizonten *A* bis *E* in Fig. 319. (Nach Castle.)

ch Chorda, *en* Enteroderm, *ms* Mesenchym, *mu* Myoblasten, *n* Neuralplatte.

er lässt zwei getrennte Neuralplattenanlagen erkennen und der hinterste Schnitt Fig. 318 *C* zeigt den noch offenen Blastoporus, an dessen Rändern die Neuralplattenanlagen und die Chordaanlagen als paarige Bildungen zu erkennen sind. Man vergleiche diese Figur mit unserem Schema für Amphioxus Fig. 296 *B*, p. 430.

Die Verhältnisse eines etwas älteren Stadiums zeigt Fig. 319 im Längsschnitt und Fig. 320 im Querschnitt. Wir erkennen auch hier wieder, dass der geöffnete Urmund an seinen seitlichen Lippen Chorda- und Neuralplattenanlagen bemerken lässt, während die weiter vorn folgenden Schnitte die Verhältnisse nach vollzogenem Urmundschluss darthun.

An unseren Figg. 311, 313, 314 lässt sich die Anlagenvertheilung im Ascidien-Embryo gut übersehen. Die Uebereinstimmung mit den er-

schlossenen Schemen für Amphioxus (Fig. 301 und 302, p. 437) tritt deutlich zu Tage. Wir haben es in beiden Fällen mit Anlagen zu thun, welche in Gestalt von unvollständigen Ringen den Blastoporus umkreisen. Nur sind bei den Ascidien die Unterbrechungsstellen dieser Ringe viel ausgedehnter, als wir dies für Amphioxus annahmen. Die Neuralplatte und die Chordaplatte ist hier auf einen den vorderen Blastoporusrand umgebenden Halbring beschränkt, während die hintere Hälfte des Blastoporus von dem Mesodermring umzogen wird. Diese Unvollständigkeit der Anlagenringe bei den Ascidien bringt es mit sich, dass hier bedeutende Materialverschiebungen erfordert werden, um die betreffenden Anlagen in ihre definitive Position zu bringen. So gehört die Chordaanlage, welche bei ihrem ersten Auftreten die vordere Blastoporuslippe halbkreisförmig umsäumt, später der hinteren Hälfte des Embryos an, indem sie als eine stab- oder walzenförmige Anlage später immer mehr in die Schwanzregion der jungen Larve verlagert wird. Eine bedeutende Streckung muss die Neuralplatte durchmachen, welche Anfangs der Region der vorderen Urmundlippe angehört und zum Schluss von vorn bis in das hinterste Schwanzende der Larve reicht. Vielleicht haben wir aber auch schon in den früheren Stadien den beiden Anlagen eine weiter nach hinten reichende Ausdehnung zuzuschreiben, als dies Conklin annimmt. Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass Castle, wie wir bereits erwähnten, die Zelle $B^{8.6}$ (Fig. 311) noch der Chordaanlage (als hintere Chordaanlagen) zurechnet. Dass die Chordaanlage weiter nach hinten reicht, als dies Conklin annahm, dafür scheint auch ein Experiment von Driesch zu sprechen. Er durchschnitt „Bechergastrulae" von Clavellina quer und erhielt sowohl aus der vorderen als auch aus der hinteren Hälfte vollständige kleine „Appendicularien", denen nur Organe niederer Bedeutung (Otolith, Augenfleck) eventuell fehlten. Jedenfalls hat das hintere Theilstück auch eine Chorda erzeugt. In ähnlicher Weise werden wir vielleicht auch dem neuralen Halbring eine weiter nach hinten sich erstreckende Ausdehnung zuschreiben dürfen, als dies Conklin annahm. Hat doch Castle in Anlehnung an Van Beneden und Julin einen vollständigen neuralen resp. neuromusculären Ring angenommen.

Nicht unbeträchtliche Veränderungen vollziehen sich auch an dem mesodermalen Halbring. Die Muskelzellen werden, nachdem sie eine vorübergehende senkrechte Aufrichtung, welche Conklin auf den Druck der vorwachsenden vorderen Urmundlippe zurückführt, erfahren haben, zu beiden Seiten der Chorda als dreireihige, längsverlaufende Muskelstreifen der Schwanzregion (Fig. 321 *B ms'*) angeordnet. Die meisten Mesenchymzellen (*ms*) kommen an das vordere Ende dieser Muskelstreifen; nur einige wenige verbleiben am hintersten Ende und gelangen unter das Hinterende der Chordaanlage in der Schwanzspitze.

Es sei auch erwähnt, dass die Abtrennung des Mesoderms von dem Entoderm (aus welchem der Darm und der Entodermstrang des Schwanzes hervorgeht) sich hier durch einfache Zellverschiebung vollzieht. Von einer Abfaltung des Mesoderms ist ebensowenig etwas wahrzunehmen, als von einer Ausbildung von Ursegmenten. Es erweist sich die Ascidienentwicklung in dieser Hinsicht wohl als secundär vereinfacht. Zwar glaubten Van Beneden und Julin Spuren einer Abfaltung (die Ausbildung paariger Cölomsäcke, vgl. Speciellen Theil,

1. Aufl., p. 1279 und Fig. 746, 747, 748) an Clavellina beobachtet zu haben. Doch haben diese Angaben von Seiten anderer Autoren (Davidoff, Willey, Seeliger) keine Bestätigung erfahren.

Wir schliessen hiermit unsere Darstellung der Keimblätterbildung der Ascidien. Die Art, wie sich aus der Gastrula die junge, appendicularienähnliche Larve herausgestaltet und die Veränderungen, welche

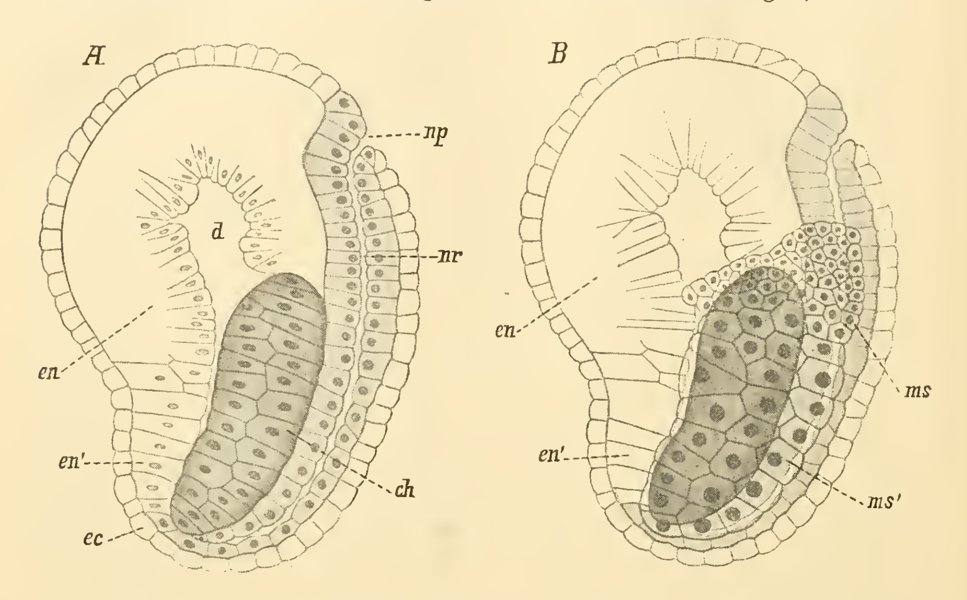


Fig. 321. Stadium der beginnenden Sonderung von Rumpf- und Schwanzabschnitt bei Clavellina Rissoana. (Nach Van Beneden und Julin.)

A Medianschnitt, *B* Seitenansicht.

ch Chorda, *d* Urdarmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* subchordaler Entodermstrang, *ms* vorderer kleinzelliger Abschnitt der Mesodermstreifen = Mesenchymanlage, *ms'* hinterer grosszelliger Abschnitt der Mesodermstreifen = Myoblasten, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

die einzelnen Anlagen hierbei erleiden, konnten hier nur flüchtig gestreift werden. Ausführlicheres hierüber findet der Leser im Speciellen Theil dieses Werkes (1. Aufl., p. 1275 u. ff.), sowie in der Darstellung Seeliger's (Ascidienentwicklung in Bronn's Classen und Ordnungen, Bd. III, Supplement. Tunicata, p. 732 u. ff.).

Litteratur.

Die älteren auf Keimblätterbildung bezüglichen Arbeiten finden sich bei den einzelnen Kapiteln des Spec. Theiles 1. Auflage angeführt. Ein grosser Theil der einschlägigen Litteratur ist auch oben in dem Litteraturverzeichniss zum Capitel Furchung (p. 154 u. ff.) angegeben. Hier sollen nur jene Arbeiten angeführt werden, welche an den beiden erwähnten Orten nicht zu finden sind.

Im Text werden die Arbeiten durch die beigefügte Jahreszahl gekennzeichnet. Wenn bloss die einfache Jahreszahl angegeben ist, so handelt es sich um eine Litteraturangabe aus dem hier folgenden Verzeichniss. Bei Litteraturnachweisen, die im Speciellen Theil zu suchen sind, wird der betreffenden Jahreszahl ein S vorgesetzt; wenn sie im Litteraturverzeichniss des Capitels Furchung enthalten sind, so steht vor der Jahreszahl ein F.

Allgemeines über Keimblätterbildung.

Balfour, Fr. *On the Structure and Homologies of the Germinal Layers of the Embryo. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 20. 1880.*

Braem, Fr. *Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895.*

Bütschli, O. *Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefässapparates eines Theiles der Metazoen. Morph. Jahrb. 18. Bd. 1883.*

— *Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morph. Jahrb. 9. Bd. 1884.*

Carazzi, D. *L'embriologia dell'Aplysia ed i problemi fondamentali dell'embriologia comparata. Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze. Vol. 5. 1905.*

Garbowski, T. *Morphogenetische Studien. Als Beitrag zur Methodologie zoologischer Forschung. Jena 1903.*

Goette, A. *Ueber den Ursprung der Wirbelthiere. Verh. D. Zool. Ges. 5. Vers. 1895.*

Goodrich, E. S. *On the coelom, genital ducts and nephridia. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 37. 1895.*

Grobben, C. *Die systematische Eintheilung des Thierreiches. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1908. Siehe auch: Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. 1909.*

Haeckel, E. *Studien zur Gastraeatheorie. Jena. 1877.*

Hamann, O. *Ueber die Entstehung der Keimblätter. Ein Erklärungsversuch. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 7. Bd. 1890.*

Hatschek, B. *Ueber den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3. Vers. in Göttingen. 1893.*

Heider, K. *Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zusammenfassende Uebersicht. Zool. Centralbl. 4. Jahrg. 1897.*

Hertwig, O. und R. *Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena. 1881.*

Hertwig, O. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena. 1883.*

— *Urmund und Spina bifida. Arch. f. Micr. Anat. 39. Bd. 1892.*

Höhr, H. *Die Homologie der beiden primären Keimblätter. Schässburg. 1905.*

Huxley, Th. *On the classification of the animal Kingdom. Journ. Linn. Soc. T. 12. 1875, and Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 15. 1875.*

Kopsch, Fr. *Ueber das Verhältniss der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 17. 1900.*

Lang, A. *Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. u. Med. N. F. 31. Bd. 1903.*

Ray Lankester, E. *On the Primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals, and on the Origin of Vascular and Lymph Systems. Ann. Mag. Nat. Hist. T. 11. 1873.*

— *Notes of Embryology and classification of the Animal Kingdom etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 17. 1877.*

— *The Enterocoela and the Coelomocoela. Treatise on Zoology. London. Ch. 2. 1900.*

Mc Bride, E. W. *Sedgwicks Theory of the Embrionic Phase of Ontogeny as an aid to Phylogenetic Theory Q. J. Micr. Sc. Vol. 37. 1895.*

Mc Murrich, J. P. *The Gastraea Theory and its Successors. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl. Boston. 1891.*

Meyer, Ed., *Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centr. 10. Bd. 1890 (auch in Amer. Nat. Vol. 24.).*
— *Lässt sich die Bildung der secundären Leibeshöhle aus der excretorischen Thätigkeit des Thierkörpers erklären? Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 31. 1900.*
Montgomery, Th. H. *On the Modes of Development of the Mesoderm and Mesenchym. Journ. Morph. Vol. 12. 1897.*
Morgan, T. H. *Germ-layers and Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.*
Rabl, C. *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889.*
Rhumbler, L. *Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges. Arch. Entw.-Mech. 14. Bd. 1902.*
Salensky, W. *Morphogenetische Studien an Würmern. IV. Schlussbetrachtungen. Zur Theorie des Mesoderms. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg (8). Vol. 19. 1907.*
Schultz, Eug. *Ueber das Verhältniss der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Centralbl. 22. Bd. 1902.*
Sedgwick, A. *On the Origin of metameric Segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884.*
Wilson, E. B. *The Embryological Criterion of Homology. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Wood's Holl. Boston. 1895.*
Wolf, W. *Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim. Arch. Micr. Anat. 28. Bd. 1886.*
Ziegler, H. E. *Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.*

Porifera.

Delage, Y. *Embryogénie des Éponges. Développement postlarvaire des éponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce. Arch. Zool. Expér. (2) T. 10. 1902.*
— *Sur la place des Spongiaires dans la classification. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. 126. 1898. No. 7.*
— *Les larves des Spongiaires et l'homologisation des feuillets. Ibid. No. 10.*
— *On the Position of Sponges in the Animal Kingdom. Proc. 4. Intern. Congress Zool. 1899.*
Discussion par **W. J. Sollas, Y. Delage, O. Maas, G. C. J. Vosmaer, E. van Beneden, H. Schouteden.** *Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. 1907.*
Evans, R. *The structure and metamorphosis of the larva of Spongilla lacustris. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 42. 1899!*
Giard, A. *La gastrula et les feuillets blastodermiques des Éponges. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. 1907.*
Hammer, E. *Zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Calcispongien. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. 1906.*
— *Ueber Sycandra raphanus. Verh. D. Zool. Ges. 16. Vers. 1906.*
Jörgensen, M. *Beiträge zur Kenntniss der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch. 4. Bd. 1910.*
Kemna, A. *Les caractères et l'emplacement des Spongiaires. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. 1907.*
— *Reponse à la note de M. Giard sur la position systématique des Spongiaires. Ibid.*
Lameere, A. *De l'origine des Éponges. Bull. Soc. Malac. Belg. T. 36. 1902.*
— *Éponge et Polype. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. 1907.*
Maas, O. *Die erste Differenzirung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3. Vers. 1893.*
— *Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1898.*
— *Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*
— *Die Metamorphose von Esperia Lorenzi O. S. etc. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1902.*
— *Ueber die Ausbildung des Canalsystems und Kalkskelets bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 8. Bd. 1898.*
— *Die Entwicklung der Spongien. Eine Zusammenstellung ..... Zool. Centralbl. 5. Bd. 1898.*
— *Discussion on the Position of Sponges in the Animal Kingdom by Delage, Minchin, Vosmaer, Saville Kent and F. E. Schulze. Proc. Intern. Congr. Zool. Cambridge. 1898.*
— *Zur Entwicklung der Tetractinelliden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19. Vers. 1909.*
Minchin, E. A. *Note on the Larva and the postlarval Development of Leucosolenia variabilis etc. Proc. R. Soc. London. Vol. 60. 1896.*
— *The position of Sponges in the Animal Kingdom. Science Progress. (2) Vol. 1. 1897.*
— *The Porifera in: Treatise on Zoology. London. Cap. III. 1900.*

Nöldecke, B. *Die Metamorphose des Süsswasserschwammes. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 8. Bd. 1894.*
Perrier, E. *Entgegnung zu Delage. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. 126. 1898. No. 8 und No. 11.*

Cnidaria.

Brooks, W. K. und S. Rittenhouse. *On Turritopsis nutricola. Proc. Boston Soc. N. H. Vol. 33. 1907.*
Claus, C. *Ueber die Entwicklung des Scyphistoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 10. Bd. 1892.*
Conant, F. S. *Notes on the Cubomedusae. J. Hopkins. Univ. Circ. Vol. 17. 1897.*
Conklin, E. G. *The Habits and early development of Linerges Mercurius. Publication 103. Carnegie. Institution of Washington. 1909.*
Faurot, L. *Études sur l'anatomie, l'histologie et le developpement des Actinies. Arch. Zool. Expér. (3) T. 3. 1895.*
— *Embryogénèse des Hexactinides, leurs rapports morphologiques avec les Octactinides etc. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 141. 1905.*
— *Nouvelles recherches sur le développement du pharynx, et des Cloisons chez les Hexactinies. Arch. Zool. Expér. (4) T. 6. 1907.*
Götte, A. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*
— *Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1897.*
— *Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anz. 23. Bd. 1900.*
Hein, W. *Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Zool. Anz. 22. Bd. 1899.*
— *Untersuchungen über die Entwicklung der Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*
— *Bemerkungen zur Scyphomedusenentwicklung. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.*
— *Untersuchungen über die Entwicklung von Cotylorhiza tuberculata. Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. Bd. 1902.*
Krumbach, Th. *Trichoplax, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*
Maas, O. *Der Bau des Meduseneies. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 18. Vers. 1908.*
Smith, Fr. *The gastrulation of Aurelia flavidula. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 22. 1891.*
Tannreuther, G. W. *The development of Hydra. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 14. 1908.*

Ctenophora.

Garbe, Aug. *Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.*

Turbellaria.

Bresslau, E. *Die Entwicklung der Acölen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19. Vers. 1909.*
Pereyaslawzewa, S. *Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odesse. 1892.*
Hallez, P. *Biologie, organisation, histologie et embryologie d'un Rhabdocoel parasite du Cardium edule L: Paravortex cardii n. sp. Arch. Zool. Expér. (4) 9. Bd. 1908.*

Trematodes.

Haswell, W. A. *The development of the Temnocephaleae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 54. 1909.*
Cary, L. R. *The life history of Diplodiscus temporatus Stafford. Zool. Jahrb. (Anat.) 28. Bd. 1909.*

Cestodes.

Child, C. M. *The development of Germ-Cells from differenciated somatic cells in Moniezia. Anat. Anz. 29. Bd. 1906.*

Nemertinen.

Salensky, W. *Entwicklung von Prosorochmus viviparus. Bull. Acad. Imp. St. Pétersbourg. 1909.*

Nematoden und Rotatorien.

Vgl. das Capitel „Furchung" oben, p. 158.

Polychäten.

Meyer, E. *Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 14. Bd. 1901.*
Pierantoni, U. *Sullo sviluppo del Protodrilus e del Saccocirrus. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 17. Bd. 1906.*
— *Osservazioni sullo sviluppo embrionale e larvale del Saccocirrus papillocercus. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 18. Bd. 1906.*
Salensky, W. *Morphogenetische Studien an Würmern. 2. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (8) Vol. 19. No. 11. 1907.*
Shearer, Cr. *Studies on the development of Larval Nephridia. Part 2. Polygordius. Phil. Trans. B. Vol. 199. 1907.*
Soulier, A. *Sur les premiers stades embryogéniques de Serpula infundibulum et Hydroides rectinata. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 126. 1898.*
— *Sur l'embryogénie du Protula Mellhacii. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 128. 1899.*
— *Sur les premiers stades embryologiques de la Serpule. Mém. Acad. Montpellier. (2) T. 3. 1901.*
— *Les premiers stades embryologiques de la Serpule. Trav. Inst. Zool. Montpellier. (2) Mém. 1902.*
Woltereck, R. *Trochophora-Studien. 1. Ueber die Histologie der Larve etc. Zoologica. 34. Heft. 1902.*

Oligochaeta und Hirudinea.

Vgl. oben das Capitel „Furchung", p. 159, ferner:

Bergh, R. S. *Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel. Zool. Anz. 1890.*
— *Neue Beitr. etc. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890 und 52. Bd. 1891.*
Bürger, O. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis. Zool. Jahrb. (Anat.) 4. Bd. 1891.*
— *Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*
— *Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 72. Bd. 1902.*
Brandes-Leuckart. *Parasiten des Menschen. 2. Aufl. 1901.*

Gephyreen.

Salensky, W. *Morphogenetische Studien an Würmern. 1. Ueber den Bau der Echiuruslarve. Mém. Acad. St. Pétersbourg (8) T. 16. 1905.*
— *Echiurusentwicklung. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Sér. 6. 1909.*

Chätognathen.

Vgl. oben das Capitel „Furchung", p. 159.

Enteropneusta.

Heider, K. *Zur Entwicklung von Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*
— *Speculatives zur Balanoglossus-Entwicklung. Biolog. Centralbl. 30. Bd. 1910.*
Morgan, T. H. *The development of Balanoglossus. Journ. of Morph. Vol. 9. 1894.*
— *The Growth and Metamorphosis of Tornaria. Journ. Morph. Vol. 5. 1891.*
Schepotieff, A. *Die Pterobranchier des indischen Oceans. Zool. Jahrb. (Syst.) 28. Bd. 1909.*

Echinoderma.

Brooks, W. K. *On the early stages of Echinoderms. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 10. 1891.*
Bury, H. *The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38. 1895.*
Field, G. *The Larva of Asterias vulgaris. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 34. 1892.*
Goto, S. *The Metamorphosis of Asterias pallida, with special reference to the Fate of the Body-Cavities. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 10. 1898.*
— *Some Points in the Metamorphosis of Asterina gibbosa. Journ. Sc. Coll. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 12. 1898.*
Mc Bride, E. W. *The development of Asterina gibbosa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38. 1896.*
— *Studies in the development of Echinoidea (I). The Larva of Echinus esculentus and Echinus miliaris. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 42. 1899.*
— *The development of Echinus esculentus, together with some points in the development of E. miliaris and E. acutus. Philos. Trans. B. Vol. 195. 1903.*
— *The development of Ophiothrix fragilis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 51, 1907.*
Mortensen, Th. *Die Echinodermenlarven. Nord. Plankton. Kiel 1901.*
Schmidt, H. *Zur Kenntniss der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg (2) 36. Bd. 1904.*

Crustaceen.

Bergh, R. S. *Bildungsgeschichte des Keimstreifens von Mysis. Zool. Jahrb. (Morph.) 6. Bd. 1893 und Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*
— *Die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex. Zool. Jahrb. (Morph.) 7. Bd. 1893 und Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*
— *Ueber die relativen Theilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*
Nusbaum, J. *Materialien zur Embryologie und Histogenie der Isopoden. Abh. Akad. Krakau. 25. Bd. 1893.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei den parasitischen Isopoden. Biol. Centralbl. 18. Bd. 1898.*
Pereyaslawzewa, S., et Rossijskaja-Koschewnikowa, M. *Étude sur le développement des Amphipodes. 4. Sunamphithoë et Amphithoë. Bull. Soc. Natural. Moscou (2) T. 4. 1890.*
Rossijskaja-Koievnikowa, M. *Études sur le développement embryonnaire du Gammarus pulex. Bull. Soc. Natural. Moscou (2) T. 10. 1896.*
Taube, E. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Furchung und Gastrulation. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.*
Urbanowicz, F. *Note préliminaire sur le développement embryonnaire du Maja squinado. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.*
Wagner, Cath. *Études sur le développement des Amphipodes. 5. Développement de la Melitta palmata. Bull. Soc. Natural. Moscou (2) T. 5. 1891.*

Limulus.

Vgl. oben das Capitel „Furchung“ p. 161.

Araneiden.

Hamburger, Cl. *Die Entwicklung des Darmkanals der Argyroneta aquatica. Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. 1910.*
Kautzsch, G. *Ueber die Entwicklung von Agelena labyrinthica. Zool. Jahrb. (Anat.) 28. Bd. 1909.*
— *Ueber die Entwicklung von Agelena labyrinthica Clerk. Zool. Anz. 35. Bd. 1910.*
— *Ueber die Entwicklung von Spinnenembryonen unter dem Einfluss des Experiments. Festschrift für Roux im Archiv f. Entwicklungsmechanik. 39. Bd. 1910.*
Lambert, A. E. *History of the procephalic lobes of Epeira cinerea. Journ. of Morphology. Vol. 29. 1909.*
Montgomery, Th. H. *The development of Theridium, an Aranead, up to the stage of Reversion. Journ. Morph. Vol. 20. 1909.*

Pantopoda und Tardigrada.

Vgl. oben im Capitel „Furchung“ p. 162.

Onychophora.

Evans, R. *On the Maleyan Species of Onychophora. Part 2. The development of Eoperipatus weldoni. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 45. 1902.*
Willey, Arth. *The Anatomy and Development of Peripatus Novae-Britanniae. Zool. Results Willey. Cambridge. Part 1. 1898.*

Myriopoden.

Vgl. oben im Capitel „Furchung“ p. 162.

Insecten.

Cholodkovsky, N. *Die Entwicklung von Phyllodromia germanica. Mém. Acad. Pétersb. (7) T. 38. 1891.*
Czerski, St. *Die Entwicklung der Mitteldarmanlage bei Meloë violaceus. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Lemberg. 2. Bd. 1904.*
Deegener, P. *Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmcanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 68. Bd. 1900.*
— *Berichtigung der Angaben Escherichs etc. Biol. Centralbl. 21. Bd. 1901.*
Escherich, K. *Ueber die Keimblätterbildung bei den Musciden. Verh. D. Zool. Ges. 10. Vers. 1900.*
— *Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Leop. Carol. 77. Bd. 1900.*
— *Das Insectenentoderm. Ein Beitrag zur Keimblätterlehre. Biol. Centralbl. 21. Bd. 1901.*
— *Ueber den sogenannten Mittelstrang der Insecten. Biol. Centralbl. 22. Bd. 1902.*
Hirschler, J. *Embryologische Untersuchungen an Catocala nupta L. Bull. Acad. Cracovie. 1905.*
— *Ueber leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei Donacia (Coleoptera). Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*
— *Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei Gastroidea viridula (Coleoptera). Bull. Acad. Sc. Cracovie. 1909.*
— *Die Embryonalentwicklung von Donacia crassiceps. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.*
Kahle, W. *Die Pädogenesis der Cecidomyiden. Zoologica. Heft 55. 1908.*
Knower, H. M. *The development of a Termite. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 15. 1896.*
— *The embryology of a Termite (Eutermes Rippertii?). Journ. Morph. Vol. 16. 1900.*
Korotneff, A. *Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*
Nusbaum, J. *Morphologische Studien. 1. Theil. Zur Embryologie des Meloë proscarabeus. 1891. Polnisch mit lat. Tafelerklärung.*
Nusbaum, J., *und* **Fuliński, B.** *Ueber die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica. Zool. Anz. 30. Bd. 1906.*
— — *Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes von Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. 93. Bd. 1909.*
Rabito, L. *Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Natural. Sicil. (2) Anno 2. 1898.*
Schwartze, E. *Zur Kenntniss der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.*
Tichomirow, A. *Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892.*
Tschuproff, H. *Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Vorl. Mitth. Zool. Anz. 27. Bd. 1903.*

Amphineura.

Vgl. oben im Capitel „Furchung“ p. 164.

Lamellibranchia.

Ahting, K. *Untersuchungen über die Entwicklung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. Jena. Zeitschr. Naturw. 36. Bd. 1901.*

Harms, W. *Ueber die postembryonale Entwicklung von Anodonta piscinalis. Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*

— *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flussperlmuschel (Margaritana margaritifera Dupuy). Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*

— *Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb. (Anat.) 28. Bd. 1909.*

Meisenheimer, J. *Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältniss zu den übrigen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.*

Solenoconcha.

Vgl. oben im Capitel „Furchung" p. 164.

Gastropoda.

Heyder, P. *Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Urniere und Niere, des Pericards und Herzens. Zeitschr. Wiss. Zool. 39. Bd. 1909.*

Meisenheimer, J. *Organogenese einer Lungenschnecke, mit besonderer Berücksichtigung des Mesoderms und der mesodermalen Organe. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1898.*

Otto, H. *und* **Tönniges, K.** *Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 80. Bd. 1906.*

Pötzsch, O. *Ueber die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb. (Morph.) 20. Bd. 1904.*

Schmidt, F. *Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. (Morph.) 7. Bd. 1894.*

Cephalopoda.

Vgl. oben im Capitel „Furchung" p. 165.

Phoronidea.

Brooks, W. K. *and* **Cowles, R. P.,** *Phoronis architecta. Mem. Nation. Acad. Sc. Washington. Vol. 10. 1906.*

Cowles, R. P. *Origin and Fate of the Body-Cavities and the Nephridia of Actinotrocha. Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 14. 1904.*

Goodrich, E. S. *On the Body-Cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 47. 1903.*

Masterman, A. T. *On the Structure of Actinotrocha considered in relation to suggested Chordata affinities of Phoronis. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. 21. 1896.*

— *On the Diplochorda. 3. The early development and anatomy of Phoronis Buskii. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 43. 1900.*

Menon, K. R. *Notes on the Actinotrocha. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 45. 1902.*

Selys-Longchamps, M. de. *Développement postembryonnaire et affinités de Phoronis. Mém. Cl. Sc. Acad. Belg. T. 1. 1904.*

— *Phoronis. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 30. Monographie. 1907.*

Shearer, Cr. *Studies on the Development of Larval Nephridia. Part 1. Phoronis. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 17. Bd. 1906.*

Entoprocta.

Lebedinsky, J. *Die Embryonalentwicklung der Pedicellina echinata. Biol. Centralbl. 25. Bd. 1905.*

Ectoprocta.

Braem, F. *Die geschlechtliche Entwicklung von Fredericella sultana. Zoologica. 52. Heft. 1908.*

Brachiopoda.

Siehe oben im Capitel „Furchung" p. 166.

Tunicata.

Siehe oben im Capitel „Furchung“ p. 166, ferner:

Delsmann, H. C. *Beiträge zur Entwicklungsgeschiehte von Oikopleura dioica. Verhandelingen uit het Rijksinstituut voor het Onderzoek der Zee. Derde Deel. 1910.*

Amphioxus.

Garbowski, T. *Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. Anat. Anz. 14. Bd. 1898.*

Klaatsch, H. *Bemerkungen über die Gastrula des Amphioxus. Morph. Jahrb. 25. Bd. 1898.*

Legros, R. *Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Arch. d'Anat. Micr. T. 1. 1897; T. 2. 1898.*

Lwoff, B. *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

— *Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. T. 8. 1894.*

Mc Bride, E. W. *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 40. 1898.*

— *Further remarks on the development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 43. 1900.*

— *The formation of the Layers in Amphioxus etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 54. 1909.*

Morgan, T. H. and Hazen, A. P. *The gastrulation of Amphioxus. Journ. Morph. Vol. 14. 1900.*

Sobotta, J. *Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang bei Amphioxus. Verh. Phys. med. Ges. Würzburg. N. F. 31. Bd. 1897.*

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3719

Vierter Abschnitt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration.

IX. Capitel.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

Bei den Thieren unterscheidet man wie bei den Pflanzen eine ungeschlechtliche von der geschlechtlichen Fortpflanzung. Die sowohl den Protozoen wie den Metazoen zukommende geschlechtliche Fortpflanzung ist dadurch gekennzeichnet, dass bei ihr im Allgemeinen zwei Individuen der betreffenden Tierart an der Erzeugung des neuen Organismus betheiligt sind, weshalb man sie als **Amphigonie** bezeichnet hat. Hermaphroditen oder solche Thiere, bei denen Parthenogenese vorkommt, können allerdings von dieser Regel eine Ausnahme machen, so dass für diese Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung die Bezeichnung Amphigonie nicht mehr recht zutrifft.

Für die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen ist es charakteristisch, dass bei ihr einzelne Zellen (Propagations-, Geschlechts-, Keimzellen) vom Körper abgegeben werden, welche nach Vereinigung (Befruchtung, rein geschlechtliche Fortpflanzung) oder ohne solche (Parthenogenese) die Grundlage des neuen Organismus bilden. Im Hinblick auf diese Abgabe einzelner Keimzellen liesse sich die geschlechtliche Fortpflanzung als **„Cytogonie“** (cytogene Fortpflanzung, M. Hartmann, 1904) den anderen Vermehrungsformen der Metazoen (ihrer **„vegetativen Propagation“** R. Hertwig, 1899) gegenüberstellen, wenn nicht die Schwierigkeit bestände, dass auch bei Metazoen immer wieder von Propagationszellen die Rede ist, welche nicht eigentliche „Keimzellen“, d. h. „Geschlechtszellen“, sondern ähnlich den Sporen der Pflanzen als nicht geschlechtliche Fortpflanzungszellen aufzufassen sind. Vor den Geschlechtszellen sind sie durch das Fehlen der Reifungstheilungen (also besonders auch der Richtungskörperbildung) ausgezeichnet. Derartige Fortpflanzungszellen hat man den Dicyemiden zugeschrieben und in ihrem Vorhandensein ein ursprüngliches, noch mehr zu den Protozoen hinneigendes Verhalten dieser „Mesozoen“ finden wollen (R. Hertwig, M. Hartmann). Trifft

diese Auffassung für die Dicyemiden zu, so ließe sich auch für die Entstehung der neuen Generationen in den Sporocysten und Redien der Trematoden an solche „ungeschlechtliche Keimzellen“ denken, wenn nicht die neueren Untersuchungen (von Reuss, Rossbach, Cary 1909) doch immer wieder mehr für eine parthenogenetische Entwicklung dieser Keimzellen sprächen.

Die nicht-geschlechtlichen Fortpflanzungszellen wären als Agamocyten (Agameten) von den Geschlechtszellen (Gamocyten, Gameten) zu unterscheiden. Hartmann spricht also von einer **Agamocytogonie** (Agamogonie) gegenüber der **Gamocytogonie** (Gamogonie). Inwiefern diese Unterscheidung berechtigt ist und jene Einzelzellen wirklich als „ungeschlechtliche Keimzellen“ und nicht doch als modificirte Geschlechtszellen anzusehen sind, soll hier nicht weiter discutirt werden. Da es sich jedoch im ersteren Fall um eine besondere Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung handeln würde, so wird darauf (am Schluss dieses Capitels) noch zurück zu kommen sein.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geht stets von nur einem Individuum aus, daher die Bezeichnung als **Monogonie**. An diesem Individuum kann sie nicht selten zunächst unter der Form eines Wachsthumsvorgangs erscheinen, wodurch die Auffassung der Fortpflanzung als „ein Wachsthum über das individuelle Maass hinaus“ (C. E. v. Bär) besonders verständlich wird. Daraus geht schon hervor, dass der Ausgangspunkt für die Entwicklung des neuen Organismus bei der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung ein recht verschiedener ist, auf welches für die ganze Auffassung der Vorgänge sehr wichtige Verhalten noch zurückzukommen sein wird.

Obwohl dieses Buch vorwiegend denjenigen Entwicklungsvorgängen gewidmet ist, welche nach geschlechtlicher Fortpflanzung am Ei und Embryo auftreten, so mussten bei Behandlung der einzelnen Abtheilungen des Thierreichs doch wiederholt auch solche Entwicklungserscheinungen besprochen werden, die in Folge von ungeschlechtlicher Fortpflanzung eintreten. Die Nothwendigkeit hierzu ergiebt sich schon daraus, dass bei gewissen Thierformen, z. B. bei den Siphonophoren, manchen Bryozoen und Tunicaten der Uebergang zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bereits in sehr frühen Stadien stattfindet und deren Besprechung somit von der Embryonal- oder Larvenentwicklung kaum zu trennen ist. Wieder bei anderen Thieren, wie bei den Hydro- und Scyphomedusen, ist ein Verständniss der Entwicklungsvorgänge der betreffenden Arten ohne die Kenntniss ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung kaum zu gewinnen, es braucht nur an das Verhältniss zwischen Polyp und Meduse erinnert zu werden. Deshalb wurden bei den genannten, wie bei anderen Thierformen, ganz besonders aber bei den Cölenteraten und Tunicaten, die Entwicklungsvorgänge nach ungeschlechtlicher Fortpflanzung bereits im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs herangezogen; aber abgesehen davon, dass der Stand unserer Kenntnisse seitdem manche Veränderung erfähren hat, konnten diese Vorgänge dort nicht im Zusammenhang und zum grossen Theil nur ganz nebenbei behandelt werden. Es erscheint aber von grosser Wichtigkeit, zu zeigen, wie sich die Entwicklungsvorgänge zur Ausbildung eines Organismus dann vollziehen, wenn sie von einer ganz anderen Grundlage, d. h. nicht vom Ei, sondern von einer mehr- oder vielzelligen Anlage ausgehen.

Die verbreitetsten Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sind die Theilung und Knospung. Die erstere ist dadurch gekennzeichnet, dass bei ihr der Körper in annähernd gleich grosse Theilstücke zerlegt wird, an denen also die der betreffenden Körperhälfte entsprechenden Organe bereits vorhanden und die Neubildungen nicht so beträchtlich sind. Bei der Knospung hingegen ist es nur eine verhältnissmässig kleine und zumeist wenig zellenreiche Partie des Körpers, die sich zur Bildung des neuen Individuums von ihm ablöst, ohne dass sein eigener Bestand dadurch wesentlich beeinflusst würde und erhebliche Veränderungen sich an ihm vollzögen, während solche in hohem Maasse an der noch ganz unentwickelten Knospe stattfinden müssen.

Bei der Theilung haben wir zu unterscheiden, ob sie ohne besondere Vorbereitung am Körper erfolgt, wie es bei der queren Durchschnürung des anscheinend kaum irgendwie veränderten Körpers einiger Hydroidpolypen, Dendrocölen, Turbellarien und Anneliden der Fall ist, oder ob durch besondere Vorrichtungen eine Theilungszone gebildet wird, in welcher dann die Durchschnürung vor sich geht, wie es in ausgeprägtem Maasse bei den rhabdocölen Turbellarien und verschiedenen Anneliden zu beobachten ist. Das erstere Verhalten wird man mit F. v. Wagner am besten als „Architomie“, das letztere dagegen als „Paratomie“ bezeichnen.

Von dem durch äussere Einflüsse hervorgerufenen Zerfall des Körpers in Theilstücke, welche sich unter Umständen, wie z. B. bei manchen Limicolen, Oligochäten und Asteriden zu vollständigen Individuen ergänzen, ein Vorgang, der also zu einer Vermehrung der Individuenzahl führt und somit auch als Fortpflanzung erscheint (Augmentation v. Kennel, Autotomie), soll hier nur vergleichsweise die Rede sein, da diese Vorgänge engere Beziehung zu den Regenerationserscheinungen haben und besser in jenem Zusammenhang behandelt werden.

Sowohl Theilung (Quer- und Längstheilung) wie Knospung können zu einer vollständigen Trennung der beiden durch diesen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsact entstandenen Individuen führen, die somit eine völlige Unabhängigkeit erlangen, jedoch braucht dies, zumal bei der Knospung, nicht immer der Fall zu sein, sondern die durch Theilung oder Knospung aus einander hervorgegangenen Individuen können lange Zeit oder dauernd mit einander verbunden bleiben, wie dies bei Poriferen, Cölenteraten, Bryozoen und Tunicaten eine häufige Erscheinung ist und auch bei Anneliden vorkommt. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung führt dann zur Bildung von Kolonien, und es bleibt nicht aus, dass in diesen eine Arbeitstheilung zwischen den einzelnen Individuen erfolgt und in Verbindung damit ein Polymorphismus eintritt, wie er bei den Hydromedusen, Bryozoen, Dolioliden und in besonders ausgeprägter Weise bei den Siphonophoren beobachtet wird. Vor allem bildet sich ein Unterschied zwischen den auf ungeschlechtlichem und geschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Individuen heraus. Indem die ersteren die ihnen früher zukommende Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung verlieren und sich ausserdem in der Gestalt von den Geschlechtsthieren unterscheiden, welche letzteren in Folge der ihnen vor allen Dingen obliegenden Function der Erzeugung und Verbreitung der Nach-

kommenschaft eine abweichende Organisation erhalten, kommt es zur Ausbildung eines *Generationswechsels* (*Metagenesis*).

Nicht immer sind es die ausgebildeten Thiere, welche sich durch Theilung und Knospung fortpflanzen, sondern diese Vorgänge vollziehen sich unter Umständen an den Larven oder sogar an den Embryonen, wie dies zwar nicht häufig, aber immerhin doch in einer ziemlichen Verbreitung (bei Cölenteraten, Bryozoen und Tunicaten) vorkommt. Dieser Ursprungsweise als *larvale oder embryonale Knospung und Theilung* entsprechend, stehen auch die erzeugten Sprösslinge auf einer niederen Entwickelungsstufe, was jedoch, abgesehen von den frühen Knospenstadien, auch bei den von ausgebildeten Thieren hervorgebrachten Sprösslingen ausnahmsweise der Fall sein kann, indem diese als Planula-ähnliche Larven (Hydroiden) oder als solche von walzenförmiger Gestalt und sehr niederem Ausbildungszustand (Dolioliden) zur Ablösung vom Mutterthier gelangen.

Findet die *Production unvollkommen ausgebildeter und so zur Isolirung vom Mutterkörper kommenden Sprösslinge* in dessen Inneren statt, so gelangt man zu den Verhältnissen, wie sie bei den Spongien vermuthet wurden (vgl. p. 483 ff.) und wohl auch in deren *Gemmulae* verwirklicht sind. Ihnen wird man vorläufig auch die *Statoblasten* der Bryozoen an die Seite zu stellen haben. Man hat bei diesen eigenartigen Fortpflanzungskörpern, wie bei gewissen Dauerknospen und in einigen Fällen bei Cölenteraten (Medusen, Anthozoen) von einer *inneren Knospung* gesprochen, wobei freilich von eingehenderen Untersuchungen dieser Verhältnisse noch weitere Aufklärung erwartet werden muss.

Aehnlich wie im Innern kann es auch äusserlich am Körper zur Sonderung und zum Selbstständigwerden kleinerer Körperpartien kommen, wie dies von den *Dauerknospen* mancher Hydroiden, Scyphomedusen und Bryozoen, sowie von den *Brutknospen* der Poriferen bekannt ist. Ferner vermögen sich kleine Theilstücke des Körpers direct von ihm abzulösen, um vollständige neue Individuen aus sich hervorgehen zu lassen, welche Vorgänge als *Frustulation*, *Fragmentation* und *Laceration* bei Hydromedusen und Anthozoen beobachtet werden. Sie dürften auf Theilungs- und Knospungsvorgänge zurückzuführen und durch Kleinerwerden der Theilstücke oder frühe Abtrennung von Knospenanlagen zu erklären sein. Die Sonderung kann direct vom Körper oder nach vorheriger Bildung von Ausläufern (Stolonen) erfolgen, wie auch die Knospung selbst häufig mit *Stolonenbildung* verbunden ist (Hydro- und Scyphozoen, Bryozoen, Tunicaten).

Wie schon aus dem vorstehenden Ueberblick zu ersehen ist, sind die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung recht verschiedenartiger Natur, und es braucht kaum erwähnt zu werden, dass sie sich je nach der Organisation der betreffenden Thierformen unter einem ganz verschiedenen Bilde vollziehen, weshalb sich eine übersichtliche Darstellung nur durch getrennte Behandlung der einzelnen Gruppen ermöglichen lässt.

I. Poriferen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Poriferen sehr verbreitet und spielt bei den meisten von ihnen eine wichtige Rolle, da sie durch die Koloniebildung das weitere Wachsthum und die Ausbreitung des Schwammes ermöglicht. Man hat sie als Theilung, Knospung, Brutknospenbildung, sowie als Bildung von Dauerknospen und Gemmulae unterschieden, welche letzteren Vorgänge sich im Innern des Schwammkörpers vollziehen, während die anderen sehr bald auch äusserlich hervortreten. Die neu entstandenen Individuen bleiben mit einander vereinigt, wobei es durch häufige Wiederholung des Vorganges (Theilung, Knospung) zur Bildung mehr oder weniger umfangreicher Stöcke kommt, oder aber sie werden von einander getrennt und liefern dann selbstständige Schwammindividuen, was bei der sogenannten Brutknospen-, Dauerknospen- und Gemmulabildung der Fall ist.

Im Bau der Spongien mit der mangelnden oder geringen Unterscheidung bestimmter Körperregionen liegt es begründet, dass man bei ihnen von einer Sonderung einzelner Körperpartien sprach, die zu deren Individualisirung und somit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung (durch Theilung oder Knospung) führte. Inwiefern dies bei der Knospung berechtigt ist und ob die als Knospen entstandenen Individuen nicht vielmehr aus primitiven Anlagen hervorgingen, wird im Nachfolgenden zu untersuchen sein. Jedenfalls ist es sowohl hinsichtlich der Entstehung, wie auch beim ausgebildeten Schwamm schwierig, die Individuen auseinander zu halten, so dass die Annahme einer Sonderung und Individualisirung einzelner Körperpartien bei den Poriferen leichter als bei anderen Thierformen gemacht werden konnte.

1. Theilung und Knospung.

Für die Beobachtung der zur Stockbildung führenden Theilungs- und Knospungsvorgänge sind die Kalkschwämme besonders geeignete Objecte; so sieht man an den jungen, schlauchförmigen Individuen von Leucosolenia und anderen seitliche, mit einem Osculum versehene Sprosse auftreten, die sich als Individuen documentiren und zusammen mit dem Hauptindividuum, von dem sie sich schliesslich kaum mehr unterscheiden, eine kleine Colonie bilden (Fig. 322). Es wird angegeben, dass dabei eine Längstheilung in Betracht käme, und in der That findet man bei den Kalkschwämmen Stadien der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei denen es fast scheint, als ob vom Oscularende her eine Spaltung erfolgt wäre, ähnlich etwa derjenigen, wie wir sie bei der Längstheilung von Hydra kennen lernen werden. Dass die in Fig. 322 *C*, *G*, *H* und *K* abgebildeten Stadien derartig aufzufassen sind, soll damit nicht gesagt werden, da für sie ebensowohl und vielleicht noch mehr die Entstehung auf dem Wege der Knospung in Frage kommt.

Andererseits sieht man häufig junge Schwammindividuen, die einen ansehnlichen Längsspalt aufweisen, von dem man annehmen könnte, dass er die Zertheilung in zwei Individuen einleitet (Fig. 322 *B*). In umfangreicheren, besonders breiteren Individuen, die aber auch nur ein einziges Osculum besitzen, können mehrere solcher Längsspalte neben einander

auftreten. Dass es sich dabei um eine Concrescenz früher aus einander hervorgegangener und noch durch das gemeinsame Fussstück verbundene Individuen handelt, ist nicht besonders wahrscheinlich, wenigstens ist nicht anzunehmen, dass es zu einer so raschen Verschmelzung der Oscularenden bei Getrenntbleiben der mittleren Partien käme (Fig. 322 *B*). Von einer Concrescenz zweier neben einander festgewachsener Individuen

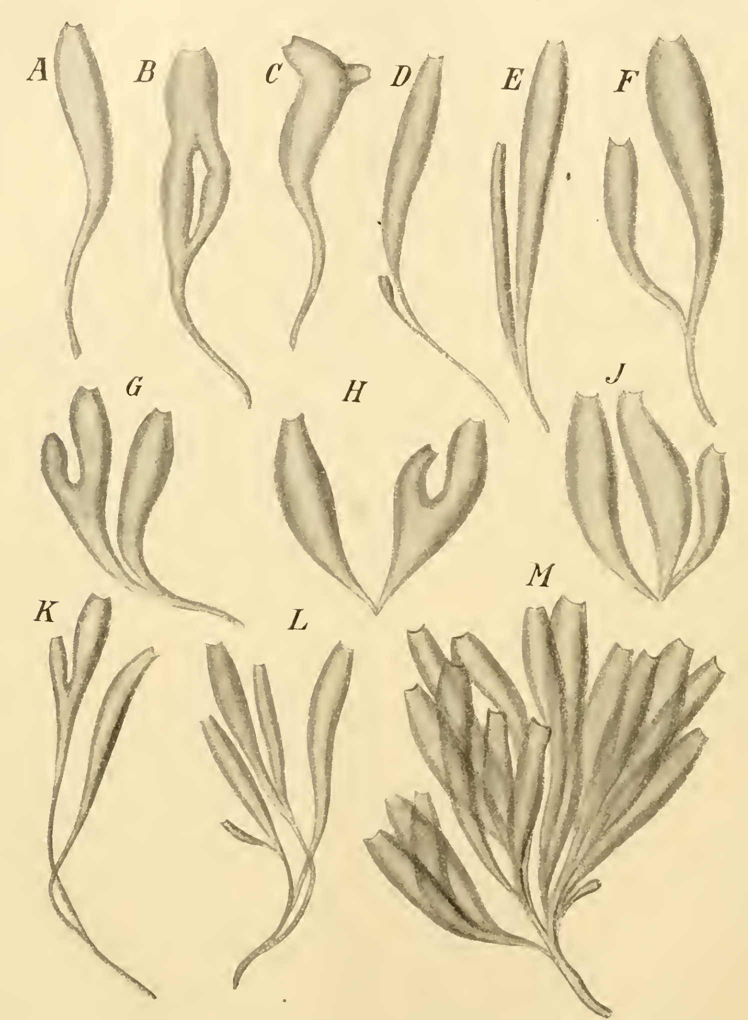


Fig. 322. Einzelindividuen (*A*, *B*), Knospungs- oder Theilungszustände an Einzelindividuen oder kleinen, aus 2 bis 3 Individuen bestehenden Stöckchen (*C—K*), kleine, aus wenigen oder bereits mehr Individuen bestehende Stöckchen von Leucosolenia blanca, die Nadeln sind weggelassen (nach Originalpräparaten von Material aus Neapel).

kann nach Lage der Dinge noch weniger die Rede sein, also musste es es sich doch wohl um Theilungerscheinungen handeln, die gewiss einer genaueren Prüfung werth wären.

Das Verhalten der Einzelindividuen oder kleiner Kalkschwammstöckchen, an denen neue, wenig umfangreiche Individuen auftreten,

die allmählich die Grösse der übrigen gewinnen (Fig. 322 *C—M*), lässt darauf schliessen, dass es sich dabei um Knospungserscheinungen handelt. Indem immer neue Individuen auftreten, kommt es zur Bildung jener Stöckchen (Fig. 322 *L* und *M*), die durch fortschreitende Verzweigung und auch Verschmelzung von Aesten die für die einzelnen Arten characteristische Gestalt annehmen.

Ganz abgesehen davon, ob die neuen Individuen durch Theilung oder Knospung entstehen, wie es im Ganzen wahrscheinlicher ist, scheinen sie sich auch von einander ablösen zu können. Jedenfalls findet man kleine Gruppen, deren Individuen an der Basis nur lose zusammen hängen (Fig. 322 *H*, *J*), so dass es den Eindruck erweckt, als ob sich hier eine Knospe von dem Mutterthier abzuspalten im Begriff steht, nachdem sie zu dessen Grösse und Gestalt herangewachsen ist. Freilich ist in solchen Fällen die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass es sich um Individuen handelt, die aus dicht neben einander aufgewachsenen Individuen hervorgingen.

Bei der vorher als Knospung bezeichneten Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist anzunehmen, dass die neuen Individuen aus kleinen Komplexen des Schwammkörpers hervorgehen und knospenförmige Erhebungen bilden, die dann ganz allmählich heranwachsen. Inwiefern in jenen Knospen die Schwammstructur von Anfang an vorhanden ist, so dass sie dadurch als ein Theil des fertigen Schwammes erscheinen, oder ob die Knospen aus einer mehr indifferenten Anlage hervorgehen, die erst allmählich ihre Differenzirung erlangt, müssten besonders darauf gerichtete Untersuchungen lehren.

Bei den genannten und anderen Kalkschwämmen sind die einzelnen Individuen der Colonie schon äusserlich zu erkennen und deutlich ausgeprägt, wie das unter Umständen auch bei anderen Schwämmen, z. B. dem Hexactinelliden Sympagella nux, der Fall ist, bei welchem die einzelnen Individuen der Colonie kelchartig wie an einem Stiel ansitzen (Fig. 323). Bei vielen Schwämmen jedoch, es sei nur an die klumpigen oder krustenbildenden Stöcke der Kiesel- und Hornschwämme erinnert, lassen sich die einzelnen Individuen der Colonie kaum noch von einander unterscheiden und sind schliesslich nur aus der Zahl der Oscula zu erkennen, wenigstens ist man geneigt, im Hinblick auf das Vorhandensein nur eines Osculums beim Schwammindividuum dieses Criterium in entsprechender Weise zu verwenden. Ganz verlässlich scheint dies freilich nicht zu sein, da gelegentlich aus einer Larve ein mit zwei Oscula versehener junger Schwamm hervorgehen kann (Delage, 1892, p. 400), wenn man darin nicht einen Fall sehr früh eintretender Knospung sehen will. Jedenfalls liegt bei jenen massigen Schwämmen die mehrfach ausgesprochene Vermutung nahe, dass neue Individuen durch blosse, aber auch noch ziemlich unvollständige Sonderung kleinerer Complexe des Schwammkörpers zu Stande kämen. Ebensowohl könnte aber auch in diesen



Fig. 323. Verzweigtes Exemplar von Sympagella nux, die Seitenzweige verletzt. (Nach F. E. Schulze, 1887.)

Fällen die Bildung neuer Individuen von indifferenten knospenartigen Anlagen ausgehen. Dies zu entscheiden, stösst jedoch bei der wenig distincten Beschaffenheit des Schwammkörpers und zumal bei solchen umfangreichen Krusten auf ziemliche Schwierigkeiten. Ferner wird die Beurtheilung der Individuenzahl derartiger Schwämme noch durch die Möglichkeit des Zusammenwachsens und Verschmelzens mehrerer Individuen erschwert, wovon weiter unten noch die Rede sein soll (vgl. p. 492).

Bisher handelte es sich um Theile des Spongienkörpers, die sich auf irgend eine Weise von ihm sondern, um aber dann als mehr oder weniger selbstständige Individuen mit ihm in Verbindung zu bleiben. jedoch können solche abgesonderte Partien auch zur Loslösung gelangen und zu einem vollständigen Schwammindividuum auswachsen oder auch zur Entstehung einer neuen Colonie Veranlassung geben.

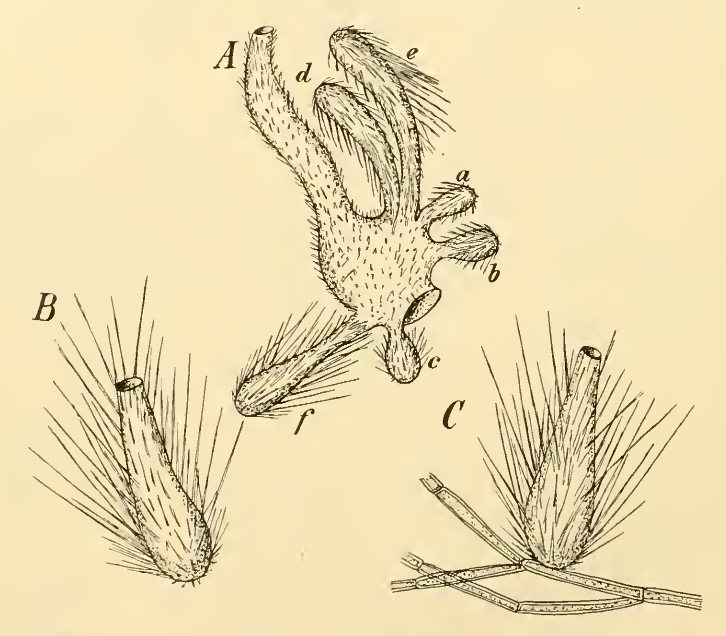


Fig. 324. Leucosolenia botryoides. *A* Ein Zweig mit einer Anzahl jüngerer und weiter entwickelter Knospen (*a*—*f*), *B* eine frei gewordene Knospe, *C* eine solche, die sich auf einen Algenfaden festsetzte. (Nach G. Vasseur, 1879/80.)

Ein schon vor längerer Zeit von Vasseur beschriebener besonders instructiver Fall dieser Art betrifft einen der einfach gebauten Kalkschwämme (Leucosolenia botryoïdes). Bei ihm bilden sich nach der von Vasseur gegebenen Darstellung, ganz ähnlich wie bei der Knospung dieser Schwämme, Anfangs kurze, später lang keulenförmig werdende Auswüchse (Fig. 324), die dadurch ausgezeichnet sind, dass ihre langen Nadeln nicht gegen das distale Ende hin, sondern von ihm abgewendet sind, also anscheinend eine von den Nadeln des Hauptkörpers abweichende Richtung haben, da sich an ihm die Nadeln gegen das Osculum hin wenden (Fig. 324). Die keulenförmigen Schläuche sollen sich nun vom Schwammkörper abschnüren und nicht mit dem proximalen Ende festsetzen, wie zu er-

warten wäre, wenn es sich um losgelöste eigentliche Knospen handelte, sondern ihre Fixirung soll mit dem breiten distalen Ende (entsprechend der Nadelrichtung) erfolgen, während an dem proximalen Ende, an welchem die Abschnürung vor sich ging, die Oscularöffnung zur Ausbildung gelangt, bezw. erhalten bleibt.

Diese Darstellung enthält manches Dunkle, besonders hinsichtlich des Baues der knospenartig erscheinenden Ausstülpungen, sowie in Bezug auf die Art ihrer Festsetzung. In ersterer Beziehung erscheinen sie mehr als nach hinten (d. h. unten) gerichtete Fortsätze des Schwammkörpers, womit die Art ihrer Fixation übereinstimmen würde. Aber eine derartige Entstehung und Orientirung einer Knospe am Hauptkörper muss als recht ungewöhnlich bezeichnet werden; jedenfalls stimmt sie nicht mit der Stellung der sonst am Spongienkörper auftretenden Knospen überein, und dieses Verhalten bedarf jedenfalls einer genaueren Prüfung. An der Thatsache, dass sich bei Leucosolenia Theile des Körpers in Form von Knospen ablösen und somit Schwammindividuen liefern, braucht man insofern nicht zu zweifeln, als ähnliches auch bei anderen Schwämmen vorkommt.

2. Brutknospenbildung.

Wenn sich die von VASSEUR bei Leucosolenia gemachte Beobachtung als richtig erweist, so wäre damit ein Uebergang zu jener Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gegeben, die man als Bildung von Brutknospen zu bezeichnen pflegt. Obwohl diese Benennung vielleicht insofern nicht besonders glücklich gewählt ist, als es sich um einen echten Knospungsprocess handelt, erscheint sie dennoch für eine Reihe dieser Vorgänge gegenüber der schon besprochenen Form der Knospung recht bezeichnend und soll deshalb hier beibehalten werden. Sah man dort die neu entstandenen Individuen mit den älteren vereinigt bleiben oder sich in einem Zustand ablösen, in welchem sie dem ausgebildeten Schwamm in Gestalt und Structur schon im Wesentlichen gleichen, so gehen die Brutknospen von einem mehr indifferenten Zustand aus und lassen den weiteren Ausbau unter Umständen selbst dann noch nicht erkennen, wenn sie sich vom Schwammkörper bereits deutlich gesondert haben. Am besten bekannt und wiederholt beobachtet ist diese Erscheinung bei Tethya, sowie bei einigen anderen Kieselschwämmen, Tetilla, Rinalda, Suberites (O. SCHMIDT, DEZSÖ, MERESCHKOWSKY, SELENKA, SOLLAS, v. LENDENFELD, TOPSENT, MAAS u. A.).

Die Knospung der genannten Schwämme und besonders von Tethya erfolgt auf die Weise, dass an der Oberfläche buckelförmige Erhebungen auftreten, die später immer höher werden, keulenförmige Gestalt annehmen, sich dann abrunden und dadurch sich vom Schwammkörper abheben, wobei die Verbindungsstelle zu einem Stiel wird, der sich zu einem dünnen Faden ausziehen kann (Fig. 325 u. 326). An den Knospen selbst können auf entsprechende Weise ebenfalls wieder Knospen entstehen, die dann jenen auf Stielen aufsitzen (Fig. 326). Die Zahl dieser Knospen kann eine recht beträchtliche sein, wie die in Fig. 325 abgebildete Tethya zeigt. Schliesslich lösen sich die Knospen von der Oberfläche des Schwammes ab, und, frei geworden, setzen sie sich an geeigneten Stellen fest, um hier einen jungen Schwamm zu liefern.

Bei diesem Vorgang musste ganz besonders das Verhältniss der Brutknospen zum Hauptkörper interessiren und schon die älteren



Fig. 325. Tethya maza mit zahlreichen jüngeren und älteren Knospen. (Nach Selenka, 1879.)

Beobachter warfen die Frage auf, ob es sich um eine blosse Sonderung und Ablösung von Theilen des Schwammkörpers handle oder ob die Knospen aus einem indifferenten Material, vielleicht aus wenigen oder gar nur aus einer Zelle hervorgingen (Dezsö). Nach der neueren, von O. Maas gegebenen Darstellung, die auf einer eingehenden histologischen Untersuchung beruht, gehen die Brutknospen von Tethya in der That aus einer Anhäufung indifferenter Zellen (Archäo-



Fig. 326. Knospenbildung bei Tethya. (Nach Mereschkowsky, 1878/80).

A Kleinerer Schwamm mit einer Anzahl von Knospen, *B* eine dem mütterlichen Schwamm mit langem Stiel aufsitzende Knospe, die mehrere gestielte Knospen erzeugt hat, *C* gestielte Knospe, an deren Stiel eine zweite Knospe sitzt, die möglicher Weise im Begriff steht, sich zu theilen.

cyten) hervor, die aus dem Innern des Schwammes stammen und, activ wandernd mehr nach der Oberfläche zu einen Anfangs wenig zellen-

reichen, später durch Theilungen sich vergrössernden Zellencomplex bilden. In ihm beginnt dann die Differenzirung der Zellen, und sie schreitet weiter fort, wenn durch Vorwölben nach aussen die Knospe deutlicher wird; verschiedene Zellenformen lassen sich unterscheiden, Nadeln werden abgeschieden, aber die Knospe bleibt zunächst solid und ist dies auch noch beim Ablösen. Dann erst erfolgt die Schichtenbildung, die Sonderung in Mark und Rinde, das Auftreten von Hohlräumen, Geisselkammer u. s. f., so daß der Schwamm also erst nach der Ablösung und Festsetzung seiner Ausbildung entgegengeht.

Der Vergleich dieser Vorgänge mit der Embryonalentwicklung liegt nahe und ist auch gezogen worden. Insofern es sich um amöboide Zellen des Schwammkörpers handelt, welche der Knospe ihren Ursprung geben sollen, drängt sich der Vergleich mit der Eibildung auf, nur daß die bei ihr verwendeten Zellen als Nährmaterial von der (einen) Eizelle aufgebraucht werden und die Entwicklung eben nur von dieser einen Zelle ausgeht. In der Anordnung der Schichten, der gastralen Geisselzellenschicht und der sie umgebenden dermalen (Skeletteile, contractile Elemente etc. führenden) Lage, findet Maas eine auffallende Uebereinstimmung mit dem betreffenden ontogenetischen, der endgültigen Schichtenbildung des Schwammes vorausgehenden Vorgang. Ebenso sollen die in den beiden Schichten auftretenden Differenzirungen, d. h. die Entstehung der Hohlräume, Geisselkammern etc. bei der Knospenentwicklung in ungefähr entsprechender Weise wie bei der Embryonalentwicklung verlaufen. Wenn gewisse Unterschiede vorhanden sind, wie das späte Auftreten der Geisselzellen und die frühe Entwicklung der Skeletteile bei der Knospe gegenüber dem umgekehrten Verhalten in der Larve, ferner hinsichtlich der bei der Larve stattfindenden und in der Knospe fehlenden Umkrempelung der beiden Schichten, so wird dies von Maas als eine Eigenart und eine Abänderung aufgefasst, welche die Knospenentwicklung erfahren hat.

Brutknospenbildung kommt auch bei anderen Schwämmen vor, so beschrieb v. Lendenfeld (1907) einen Tetractinelliden, Thenea pendula, welchem eine bereits recht umfangreiche Knospe an einem langen Stiel aufsitzt. Aeussere Knospen können auch von Süsswasserschwämmen hervorgebracht werden, so von der in Indien beobachteten Spongilla prolifera. Nach der von Annandale gegebenen, im Original uns leider nicht zugänglichen Darstellung werden diese Knospen unter der Oberfläche angelegt, und zwar als Verdickungen der Zellstränge, welche die primären, auch nach aussen vorspringenden Spiculazüge begleiten (Bericht von O. Maas). Die Knospenanlage enthält bereits die hauptsächlichsten Bestandteile des ausgebildeten Schwammes; sie wandert an dem Skelettzug entlang, wobei sie an Umfang zunimmt und die Dermalmembran des Mutterschwammes vor sich hertreibt. So gelangt die Knospe an die Oberfläche des Schwammes und wird zu einer äusseren Hervorragung, ohne dass eine Ruptur der Dermalmembran dabei stattfindet. Schliesslich löst sich die Knospe vom Schwamme ab; sie besitzt zahlreiche Poren, entbehrt aber noch des Osculums, welches in Folge des Andranges des durch die Poren aufgenommenen Wassers gebildet wird, wenn die Knospe noch im Wasser frei schwimmt oder sich nach ihrer Abflachung auf einer Unterlage festsetzt, um dadurch zum jungen Schwamm zu werden.

Im äusseren Bild ganz ähnlich wie bei Tethya stellt sich die Brutknospenbildung eines Hexactinelliden, Lophocalyx philippiensis, dar, indem sich die Knospen ebenfalls buckelförmig vorwölben, allmählich höher werden und als gestielte Anhänge am Schwammkörper festsitzen, bis sie sich loslösen oder nur noch durch die langen Nadelschöpfe am Hauptkörper anhängen (Fig. 327). Innerlich liegen aber die Verhältnisse insofern etwas anders, als schon die birnförmigen Knospen den ganzen Bau des Hexactinellidenkörpers mit Hautschicht, Geisselkammern, Parenchym und den verschiedenen Nadelformen aufweisen (F. E. Schulze). Die älteren, aber noch mit dem Mutterschwamm in Berührung stehenden Knospen besitzen bereits das Osculum und geben sich somit als fertige junge Schwämme zu erkennen.

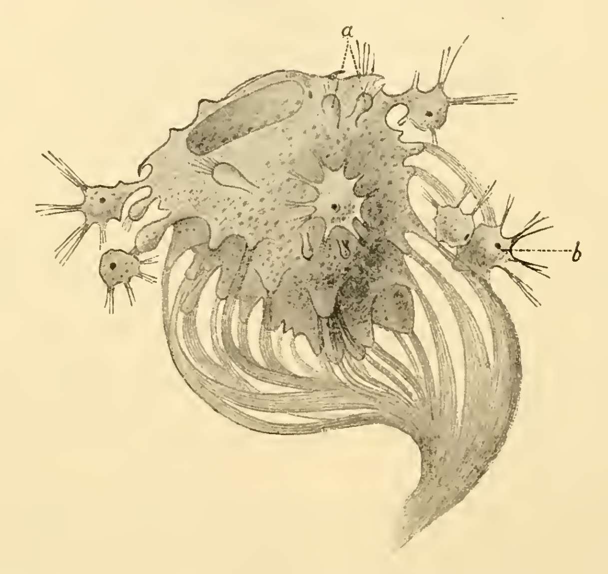


Fig. 327. Lophocalyx philippiensis mit jüngeren und älteren Knospen (*a* und *b*), welche letzteren zum Theil schon abgeschnürt sind und nur noch durch die Nadeln mit dem Mutterthier in Verbindung stehen (nach F. E. Schulze, 1887).

Wenn sich dies anders verhält wie bei Tethya, so dürfte es wohl weit eher darauf zurückzuführen sein, dass die Knospen von Lophocalyx (noch in Verbindung mit dem Mutterthier) eine schnellere Entwicklung durchmachen, als dass eine Sonderung schon differenzirter Theile des Schwammkörpers zur Bildung von Knospen erfolgte. Das ist jedenfalls aus dem Verhalten eines anderen, ebenfalls von F. E. Schulze (1899) beschriebenen Hexactinelliden, Rhabdocalyptus mirabilis, zu entnehmen, an dessen Oberfläche, zum Theil noch mit ihr in Verbindung, zum Theil aber völlig davon abgelöst und nur noch an den Nadeln haftend, eine Menge kleiner, stecknadelkopfgrosser rundlicher Gebilde vorhanden ist, eben die Brutknospen. Obwohl die Structur dieser Knospen nicht genau festgestellt werden konnte, deutet die Beschaffenheit ihrer Skeletteile auf eine bereits weiter vorgeschrittene Entwicklung hin, so dass sie sich in dieser Beziehung möglicher Weise ähnlich wie bei Lophocalyx verhalten. Für ihr Zustandekommen konnte nun von

Schulze festgestellt werden, dass die Knospen (allem Anschein nach in ähnlicher Weise wie bei Tethya) aus dichteren Zellanhäufungen hervorgehen, welche im äussersten Theil des Parenchyms unter der Hautschicht liegen. Indem sie an Umfang zunehmen, drängen sie die Hautschicht über die Oberfläche vor und werden zu den hügelförmigen, später keulenförmigen Knospen, die sich schliesslich ablösen. Daraus ist zu schliessen, dass die Bildung dieser Brutknospen bei den verschiedenen Poriferen sich wohl in einer ziemlich übereinstimmenden Weise vollziehen dürfte.

Es mag sein, dass die ebenfalls von F. E. Schulze beschriebene Brutknospenbildung von Oscarella lobularis im Grunde auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen ist. Sie besteht darin, dass papillenartige Erhebungen des Schwammes, in die sich dessen Hohlraum fortsetzt und deren Structur mit derjenigen der Schwammwandung übereinstimmt, also auch Geisselkammern enthält, an der Basis eingeschnürt werden und sich als kugelförmige, etwas aufgeblähte Gebilde von der Schwammoberfläche ablösen. Diese alle Gewebe des Schwammkörpers enthaltenden Blasen schweben Tage lang frei im Wasser, um sich gelegentlich festzusetzen und sich in eine flache Oscarella-Kruste zurück zu verwandeln. Hier löst sich also ebenfalls ein bereits differenzirter Theil vom Schwammkörper ab; jedoch liegt die Vermuthung nahe, dass auch in diesem Falle ähnliche Entwicklungsvorgänge, wie die vorher beschriebenen, vorausgegangen sein möchten. Es wäre recht wünschenswerth, darüber Genaueres zu erfahren.

3. Dauerknospen und Gemmulae.

Die äusserlich am Schwamm auftretenden Knospen können, wie vorher gezeigt wurde, aus einer im Innern des Körpers vorbereiteten Anlage entstehen. Schon aus diesem Grunde erscheint es naheliegend, dass die Fähigkeit zur Ausbildung innerer Fortpflanzungskörper vorhanden ist, welche den Brutknospen in der Anlage ähnlich sind. Soweit der Stand unserer Kenntnisse von diesen schwierig zu untersuchenden Verhältnissen reicht, kommt bei einer Anzahl von Spongien die Bildung solcher innerer Fortpflanzungskörper vor, und sie dürfte ausserdem noch weiter verbreitet sein, als dies bis jetzt bekannt ist. Es handelt sich dabei um Complexe von Parenchymzellen, die von einer besonderen Hülle umgeben sind oder denen eine solche fehlt. Im letzteren Falle ist die Beurtheilung dieser Gebilde einigermaassen unsicher, da die morphologischen Verhältnisse des Schwammkörpers es ungemein erschweren, ihre Entstehungsweise festzustellen. Es bestehen daher Zweifel, ob man es mit einer modificirten Form der geschlechtlichen Fortpflanzung, d. h. mit Eiern, zu thun hat, welche in Furchung und Embryonalentwicklung, bezw. in die Ausbildung der Larvenform übergegangen sind, oder ob es sich um „innere Brutknospen" handelt. Dass in manchen dieser Fälle thatsächlich die letztere Auffassung das Richtige trifft, kann übrigens kaum zweifelhaft sein.

Bei verschiedenen Hexactinelliden werden im Parenchym kugelrunde oder eiförmige, gegen die Umgebung scharf abgegrenzte Gebilde gefunden, die aus einer grossen Masse, an der Peripherie regelmässiger angeordneten Zellen bestehen (Fig. 328 *A* und *B*) und als Fortpflanzungskörper gedeutet werden (Ijima, F. E. Schulze). Nach

der Darstellung, welche Ijima von ihnen giebt, und der sich auch F. E. Schulze anschliesst, ist es recht wahrscheinlich, dass sie durch Anhäufung von Archäocyten zu Stande kommen. Solche „archaeocyte-congeries" (Ijima) oder Sorite, wie sie F. E. Schulze nennt, wurden z. B. von Leucopsacus, Euryplegma, Poliopogon, Euplectella beschrieben (Fig. 328 *A* und *B*), dürften aber nach Schulze's Angaben überhaupt bei den Hexactinelliden ziemlich verbreitet sein. Während die Sorite Anfangs aus ziemlich gleichartigen Zellen bestehen, erfolgt späterhin eine Differenzirung, indem dotterartige Massen zumal in den inneren Zellen auftreten (Fig. 328 *B*). Bei der weiteren Ausbildung der Sorite erfährt die Zellmasse in ihren einzelnen Regionen gewisse Umwandlungen; Lücken und grössere Hohlräume, sowie Nadeln treten auf (Fig. 328 *C* und *D*), kurz es scheint sich der Uebergang der Sorite in den Zustand junger Schwämme vorzubereiten (Ijima).

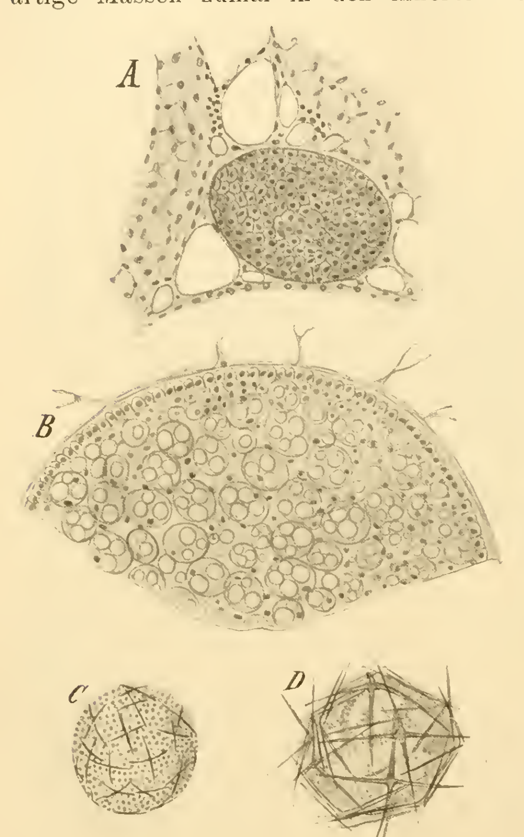


Fig. 328. Sorite von Hexactinelliden, *A* von Euryplegma auriculare, *B* von Euplectella aspergillum, *C* und *D* von Leucopsacus orthodocus. (Nach F. E. Schulze, 1904 und Ijima, 1903.)

In *A* mit dem umgebenden Gewebe, in *B* ist nur ein Stück des Soriten gezeichnet.

Im Parenchym des Schwammkörpers verstreut können bei den Hexactinelliden rundliche Körper in Menge auftreten, welche nach den von Ijima (1901, p. 186) an Staurocalyptus glaber gemachten Beobachtungen mit den vorerwähnten Knospenanlagen von Rhabdocalyptus mirabilis übereinstimmen und wie diese Brutknospen liefern sollen. Wenn sich dies so verhält, würde nach der Lage dieser Gebilde (im gesamten Parenchym) die Auffassung der Sorite als ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Gewiss ist auch daran zu denken, dass die Sorite auf geschlechtlichem Wege erzeugt, d. h. aus Eiern hervorgegangen sein könnten und die Unsicherheit wird dadurch erhöht, dass man von der geschlechtlichen Fortpflanzung und Larvenentwicklung der Hexactinelliden so wenig weiss, aber die früheren Stadien der Soritenbildung sprechen doch im im Ganzen gegen ihre Entwicklung aus Eizellen. Ungefähr dieselbe

Schwierigkeit besteht bezüglich der sogenannten „Gemmulalarven“, welche H. V. WILSON von einigen Monactinelliden beschrieb (1894, 1902).

Bei Esperella und Tedania sollen nach WILSON's Darstellung gruppenweise „Mesodermzellen“ (Archäocyten) zusammentreten, um nach reichlicher Vermehrung und Abgrenzung gegen die Umgebung runde oder ovale Gebilde zu liefern, die nunmehr aus zahlreichen gleichartigen Zellen bestehen und den vorerwähnten Soriten der Hexactinelliden sehr ähnlich sind. Nachdem an ihnen, ebenfalls in gewisser Uebereinstimmung mit den letzteren, eine differente Ausbildung der Regionen und damit eine Verschiedenheit der beiden Pole hervorgetreten ist, entstehen daraus Larven, die in Gestalt, Structur und Bewimperung mit den auf geschlechtlichem Wege erzeugten Larven anderer Schwämme die grösste Aehnlichkeit zeigen.

Wenn diese Fortpflanzungskörper der Monactinelliden den Gemmulae entsprächen, sollte man erwarten, aus diesen direct junge Schwämme hervorgehen zu sehen. Dass dies nicht geschieht, sondern sich erst Schwärmlarven daraus entwickeln, erscheint etwas bedenklich, und so zögerte denn auch O. MAAS (1894 und 1896) nicht, diese Gemmulalarven WILSON's, deren vollständige Uebereinstimmung mit anderen Monactinellidenlarven er hervorhob, auf eine wirkliche, nur unrichtig gedeutete Embryonalentwicklung zurückzuführen, zumal von WILSON selbst, wie von anderen Autoren bei ganz nahe verwandten Formen Eier und Furchungsstadien aufgefunden wurden, die zur Ausbildung ganz entsprechender Larvenformen führten. Bezüglich des Zusammentretens von Zellen zur Bildung der Fortpflanzungskörper weist MAAS darauf hin, dass ein solches auch bei der Eibildung erfolgt, indem der Eizelle eine Anzahl von Nährzellen zugeführt wird und es sich somit um ähnliche Vorgänge auch bei den betreffenden Monactinelliden handeln könne.

Obwohl diese Auffassung viel für sich hat, will es doch nicht so unbedingt sicher erscheinen, dass es sich bei den von WILSON beobachteten Vorgängen um eine echte Embryonalentwicklung handelt. Ausgezeichnete Kenner der Spongien, wie F. E. SCHULZE und auch IJIMA, vergleichen die Sorite der Hexactinelliden jedenfalls mit den „Gemmulalarven“, bezw. mit ihren frühen Stadien. Vielleicht würde das insofern nicht viel beweisen, als das Schicksal der Sorite selbst recht zweifelhaft ist und ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung ganz dunkel sind, aber die starken Grössendifferenzen der im selben Schwamm liegenden Sorite sprechen doch sehr gegen ihre Erzeugung auf geschlechtlichem Wege. Aehnlich verhalten sich auch, abgesehen von den verschiedenen Entwicklungszuständen, die „Gemmulalarven“, indem die zu ihrer Entstehung beitragenden Zellen der Zahl nach sehr verschieden sind oder auch mehrere solcher Zellgruppen (nach WILSON's Darstellung) mit einander verschmelzen können, wodurch sich schon von vornherein ein verschiedener Umfang ergiebt.

Die Fähigkeit der Spongien, in ihrem Innern Fortpflanzungskörper zu erzeugen, wird in sehr lehrreicher Weise durch Versuche und Beobachtungen erläutert, welche H. V. WILSON an verschiedenen Schwämmen anstellte. Bei Stylotella, einer Monactinellide, und anderen marinen Spongien (Microciona und anderen) bemerkte WILSON, wenn sie sich (in Aquarien) unter ungünstigen Verhältnissen befanden, dass der Weichkörper gewisse Umbildungen durchmacht, die in einer Art Reduction seiner Bestandtheile (Osculum, Poren,

Canäle, Geisselkammern etc.) besteht und der von Weltner bei den Spongillen beschriebenen Winterphase ähnelt. In Verbindung damit kann es im Schwammkörper zur Sonderung grösserer oder kleinerer Gewebscomplexe kommen, welche, unter geeignete Lebensverhältnisse gebracht, die einzelnen Bestandtheile des Schwammes im äusseren und inneren Bau wieder zur Ausbildung bringen. Handelt es sich dabei um kleinere Partien, wie sie bei weiterer Zurückbildung vorkommen und die schliesslich nur aus einer nicht sehr umfangreichen Masse gleichartiger Zellen bestehen, so ergiebt sich eine gewisse Aehnlichkeit dieser wohl mit Recht als Dauerknospen anzusprechenden Gebilde mit den Gemmulae der Spongillen.

Es mag sein, dass derartige Zustände bei den Poriferen weiter verbreitet sind, als man bis jetzt annimmt und v. Lendenfeld theilt (in seinem Referat über Wilson's Arbeit, Zool. Centralbl., Bd. 14, 1907, p. 631) mit, dass er eine solche Vermehrungsweise auch bei Reniera aquaeductus und Sycandra raphanus feststellen konnte. An Aehnliches dachte er wohl auch bei den von ihm bei einem Tetractinelliden, Cinachyra alba-obtusa, beschriebenen kugelförmigen Körpern, die sich isolirt im Schwammkörper fanden und aus zelliger Masse bestehen, ohne von einer festen Hülle umgeben zu sein (v. Lendenfeld, Tetraxonia der Valdivia, 1907, p. 154). Gemmula-artige Dauerzustände kommen auch bei anderen Tetractinelliden, z. B. bei Tethya vor (Sollas, 1902). Ferner sind in diesem Zusammenhang die von J. A. Thomson bei Spongelia beobachteten Gebilde zu erwähnen, welche als rundliche, stecknadelkopfgrosse Körperchen an der Oberfläche des Schwammes liegen und aus einer gleichartigen Zellenmasse, sowie einem äusseren Epithel bestehen sollen. Insofern sie oberflächlich liegen, erinnern sie mehr an die vorher besprochenen „Brutknospen". Thomson nennt sie Regenerationskapseln und ist der Meinung, dass sie unter ungünstigen Bedingungen den Fortbestand des Schwammes zu sichern haben. Uebrigens fand er ähnliche Verhältnisse auch bei Reniera, was mit den schon erwähnten Beobachtungen v. Lendenfeld's harmoniren würde.

Ausgesprochene Dauerzustände sind nun die **Gemmulae**, auf welche im Vorhergehenden schon wiederholt hingedeutet werden musste. Während man bis vor Kurzem annahm, dass nur die Süsswasserschwämme Gemmulae entwickelten und dies mit ihrer dem Austrocknen oder Einfrieren ausgesetzten Lebensweise in Verbindung brachte, weiss man jetzt, dass ähnliche Fortpflanzungskörper wie die Gemmulae der Spongilliden auch bei marinen Spongien vorhanden sein können, so bei einigen Monactinelliden, wie Suberites und Ficulina. Bei dem letzteren Schwamm bilden sie eine ein- oder mehrschichtige Lage über der Anheftungsstelle des Schwamms; es sind eiförmige, wohl auch gegen die Unterlage etwas abgeplattete Körper, deren zelliger Inhalt von einer ziemlich dicken und festen Sponginhülle umgeben ist; an ihr kann eine der „Micropyle" der Süsswasser-Gemmulae ähnliche, zum Austreten des entwickelten Keims dienende Oeffnung vorhanden sein. Im Innern finden sich, ebenfalls wie bei jener, grosse dotterhaltige Zellen (Topsent, Cotte, Lundbeck, Harmer und Shipley, Weltner). Alles dies lässt es nicht zweifelhaft erscheinen, dass es sich um Dauerzustände handelt, welche den Gemmulae der Spongilliden entsprechen. Doch bedürfen sie zumal im Hinblick auf ihr

anscheinend recht eigenartiges Verhalten (COTTE 1902) noch einer genaueren Untersuchung.

Was nun die Gemmulae der Spongilliden anbelangt, so reihen sie sich in ihrer ganzen Bildungsweise den hier besprochenen Fortpflanzungskörpern an und dürfen also, soweit man darüber bis jetzt Bestimmtes auszusagen vermag, als Dauerknospen angesprochen werden. Für diese Verwendung sind sie aber im Gegensatz zu jenen anderen Formen ganz besonders gut ausgerüstet. Die aus gleichartigen Zellen bestehende Innenmasse ist von einer mehrfachen sehr festen Hülle umgeben (Fig. 329). Auf einer inneren Cuticularmembran sitzen Skeletteile, besonders Amphidisken, und aussen folgt abermals eine feste Cuticularmembran; zwischen beiden bildet sich eine poröse, lufthaltige Schicht, in der eben die Skelettheile liegen. Die Hülle besitzt mit nur wenigen Ausnahmen (Parmula browni) einen Porus, welcher dadurch zu stande kommt, dass die innere Cuticularmembran hier nach aussen umbiegt und dadurch rohrförmig in die Amphidiskenschicht eindringt (Fig. 329 und 332 *A* und *B*). In diesem Chitinrohr ist Anfangs eine dünne Scheidewand vorhanden, so dass der Porus verschlossen ist, um sich gewiss erst kurz vor dem Austritt des Gemmulakeims zu öffnen. Letzterer besteht zuerst aus ziemlich grossen runden Zellen, die sich aber gegenseitig abplatten können; sie sind mit runden Körnern, einer dotterartigen Nährsubstanz, reichlich erfüllt. Die Form der ganzen Gemmula ist kuglig oder oval, am Pol des Porus häufig etwas abgeplattet.

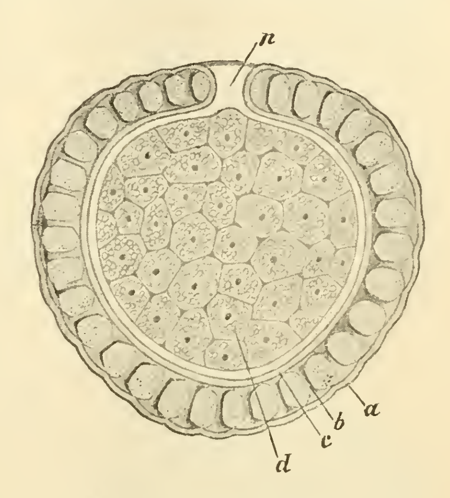


Fig. 329. Gemmulae einer Ephydatia fluviatilis. (Nach VEJDOVSKY, 1883.) *a* Aeussere Cuticularmembran, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere Cuticularmembran, *d* Keimkörper, *p* Porus.

Begreiflicherweise erregten diese merkwürdigen Fortpflanzungskörper ein weiter gehenderes Interesse, das sich vor Allem auf die für ihre Auffassung besonders wichtige Entstehungsweise richtete. Von den Autoren, die sich seit LIEBERKÜHN und CARTER mit der Gemmulafrage beschäftigten (MARSHALL, GOETTE, VEJDOVSKY, WIERZEJSKI, PETR, ZYKOFF, WELTNER u. A.) halten wir uns hier am besten an die neuere von EVANS (1901) gegebene Darstellung, obwohl bei dem schwer zu behandelnden Object auch da noch einige Punkte etwas dunkel bleiben.

Die Gemmulabildung geht nach EVANS von zerstreuten oder gruppenweise angeordneten Zellen in der Dermalmembran aus, die wohl als Archäocyten anzusehen sind. Sie besitzen amöboide Beweglichkeit und können infolgedessen durch die Gewebsstränge, welche die Dermalmembran begrenzen, in die Tiefe des Schwammgewebes vordringen. Hier bilden sie dann Anfangs lockere, später dichter werdende

Anhäufungen; die Kerne werden blasig und in den Zellen treten Dotterkörner auf, d. h. diese Zellengruppen erhalten schon den Character des späteren Gemmulakeimes. Um sie sammelt sich dann bald ein Kranz von Zellen, welche aus dem Schwammparenchym stammen und nachher die Hülle der Gemmula zu liefern haben (Fig. 330 *A*). Sie ordnen sich allmählich zu einer regelmässigeu Lage nach Art eines Cylinderepithels an und beginnen mit der Abscheidung der inneren Cuticularmembran, die zunächst an der dem Mikropylpol entgegengesetzten Region erfolgt, nach diesem hin fortschreitet und dort unterbleibt, wo sich der Porus bilden soll (Fig. 330 *B*). Durch die Epithelschicht hindurch sollen sich Wanderzellen des Schwamms begeben, die sich durch ihren granulierten Inhalt als Nährzellen (Trophocyten) erweisen und zur Bildung der Nährsubstanzen im Keimkörper der Gemmula beitragen, um nach (Evans Annahme) später wieder auszuwandern. Dieser Vorgang müsste sich dann hauptsächlich in der Gegend abspielen, wo die Cuticularmembran noch fehlt; dort kann sich auch eine umfangreiche Anhäufung der grossen runden, aber amöboid beweglichen Trophocyten finden (Fig. 330 *B*).

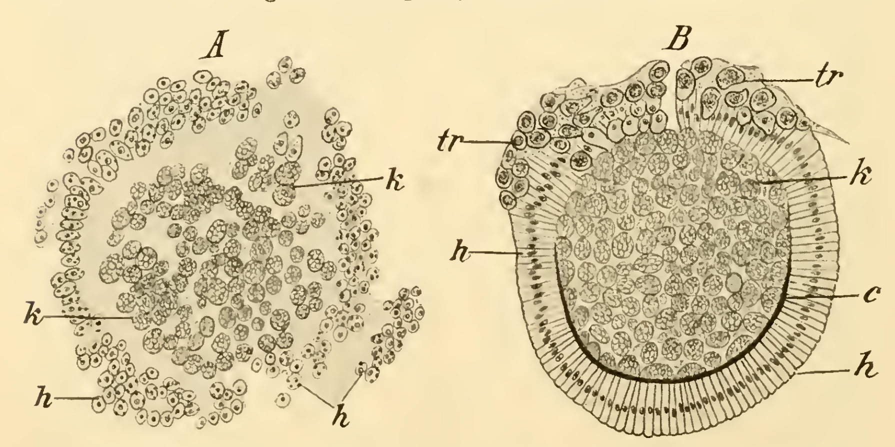


Fig. 330. Gemmulabildung von Ephydatia blembingia. *A* frühes Stadium mit den Zellen des Keimkörpers (*k*) und den darum gelagerten hüllenbildenden Zellen (*h*), *B* beginnende Abscheidung der inneren Cuticularmembran (*c*) von den Hüllzellen (*h*), *k* Zellen des Keimkörpers, *tr* Trophocyten. (Nach R. Evans, 1901.)

In recht eigenartiger Weise soll sich auch die Bildung der Amphidisken vollziehen, die nach Evans nicht an Ort und Stelle entstehen, sondern von Zellen des Schwammgewebes (Scleroblasten) in einiger Entfernung abgeschieden und dann von diesen, ebenfalls amöboid beweglichen Zellen nach der in Ausbildung begriffenen Gemmula hin befördert werden (Fig. 331). Sie werden zwischen die Cylinderepithelzellen hinein geschoben, wo ihre Bildungszellen allmählich schwinden und die regelmässige Lagerung der radial gerichteten Amphidisken schliesslich zu stande kommt (Fig. 332 *A*). Jetzt schieben sich die Cylinderzellen nach aussen vor, so dass sie grösstenteils ausserhalb der Amphidiskenschicht zu liegen kommen, während ihre inneren Partien das lockere, spongiöse Grundgewebe zwischen den Amphidisken liefern. Zuletzt scheiden dann die Cylinderzellen über den distalen Amphidiskenplättchen die (in der Figur 332 *B* noch nicht

vorhandene) äussere Cuticularmembran ab, um sich schliesslich von der nunmehr fertigen Gemmula zurückzuziehen und sich im umgebenden Gewebe zu verlieren.

Die ausgebildeten Gemmulae liegen im Parenchym des Schwammes, der häufig ganz von ihnen erfüllt ist, so dass der grösste Teil des Körpers sozusagen bei der Gemmulabildung aufgebraucht wird und der Schwamm selbst zu Grunde geht. Letzteres geschieht aber nicht immer, sondern die Zahl der Gemmulae kann auch eine niedere bleiben und der Schwamm lebt weiter. Im allgemeinen aber dient die Einrichtung der Gemmulabildung zur Erhaltung der Art unter ungünstigen Lebensverhältnissen, also pflegt sie in



Fig. 331. Gemmulabildung bei Ephydatia blembingia. *k* Keimkörper, *c* die innere Cuticularmembran, abgehoben von der epithelialen Hüllschicht (*h*); in der Umgebung Schwammparenchymzellen (*pz*) und Amphidisken (*am*). (Nach R. Evans, 1901, aus K. C. Schneiders Lehrbuch der vgl. Histologie, 1902.)

unseren Breiten gegen den Herbst und Winter hin einzutreten und mit dem allmählichen Absterben des Schwammkörpers verbunden zu sein. In den Tropen geschieht dasselbe vor der Trockenperiode, über welche die Schwämme also auf diese Weise ebenfalls hinwegzukommen vermögen. Es scheint, dass Spongilliden, welche jahraus und jahrein unter den gleichen Lebensbedingungen existiren, wie sie in der gemässigten Zone in grösserer Tiefe oder in heissen Klimaten beim Leben in grossen Wasserbecken oder Flüssen geboten sind, die Gemmulabildung aufgeben und dann neue Colonien wohl nur auf dem Wege der geschlechtlichen Fortpflanzung entstehen lassen (Marshall, Potts, Weltner). Denkbar ist ein solches Verhalten ganz gewiss und sogar an und für sich recht wahrscheinlich, nur lässt es sich mit

den Angaben vom Vorkommen gemmulaartiger Bildungen bei den marinen Spongien nicht recht vereinigen.

In der Gemmula bereitet sich die Bildung des aus dem Keimkörper hervorgehenden Individuums vor und dürfte gegen Ende der Ruheperiode, also bei uns gegen das Frühjahr hin, schon ziemlich weit vorgeschritten sein. Der zellige Inhalt dringt dann aus dem Porus heraus und breitet sich über die Gemmulahülle oder an der (nach dem Fortschwemmen der Gemmula gewonnenen) neuen Unterlage aus, um ein junges Schwämmchen zu liefern.

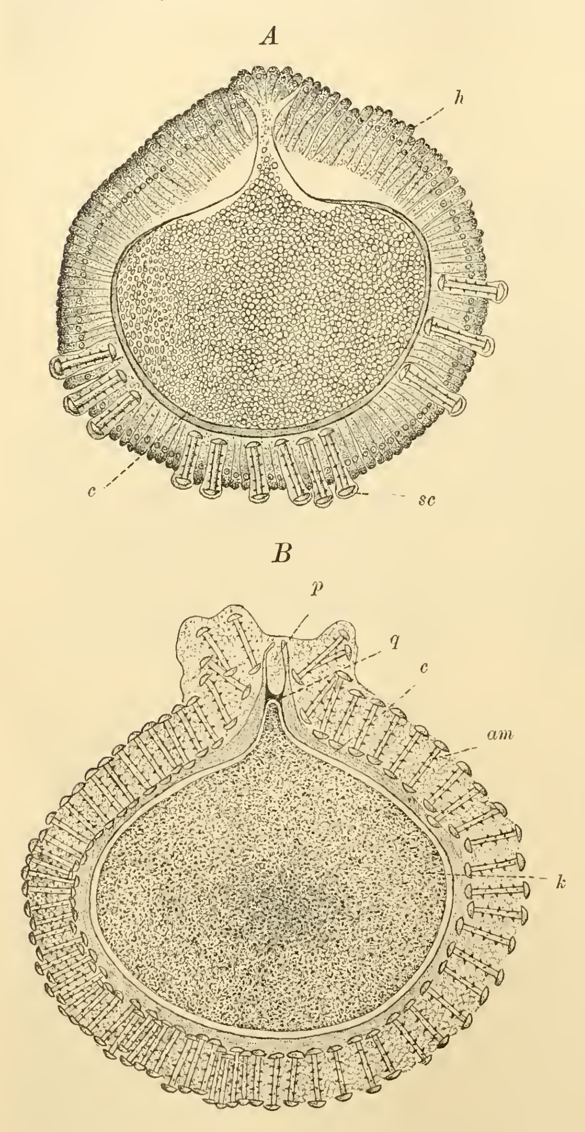


Fig. 332. Gemmulabildung von Ephydatia blembingia. *A* Einwanderung der Scleroblasten (*sc*) mit den Amphidisken (*am*), *B* Amphidisken in regelmässiger radialer Anordnung. (Nach R. EVANS, 1901, aus K. C. SCHNEIDERS Lehrbuch der vgl. Histologie, 1902.)

c innere Cuticularmembran, *h* Bildungszellen der Cuticularmembran, *k* Keimkörper, *p* Porus, *q* Querscheidewand.

Hier interessirt vor allen Dingen die Frage, wie die Gemmula oder vielmehr ihr Keimkörper aufzufassen ist. Dass die Hüllen von einer grossen Anzahl Schwammzellen durch einen complicirten Bildungsvorgang entstehen, kommt hier weiter nicht in Betracht, aber auch der Keimkörper geht aus einer Anzahl von Zellen hervor. Etwas erschwert wird die Auffassung dieses Vorganges dadurch, dass auch an der Eibildung eine grössere Zahl von Zellen betheiligt ist, wie schon vorher bei Besprechung der Knospenbildung hervorgehoben werden musste. Während aber dort die betreffenden Zellen ihre Individualität zu Gunsten der Eizelle aufgeben und somit nur als Nährzellen dienen,

kann bei der Gemmulabildung wohl kaum daran gezweifelt werden, dass die Zellen als solche zur Bildung des Keimes zusammentreten. Ob diese Zellen gleichwerthig sind oder von verschiedenen Theilen des Schwammkörpers herrühren, lässt sich auch aus den neueren Untersuchungen nicht erkennen und wird überhaupt schwer festzustellen sein. Jedenfalls ist aber nach dem jetzigen Stand unserer Kenntniss der Gemmulabildung anzunehmen, dass sie nicht auf eine (den anderen Zellen als Eizelle schroff gegenüber stehende) Zelle zurückzuführen und somit nicht zur geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung zu bringen, sondern vielmehr als eine innere Knospung anzusehen ist. Mit der Bildung der Dauerknospen wurde sie daher schon vorher zusammengestellt.

4. Künstliche Theilung und Concrescenz.

Wenn auch eigentlich nicht hierher, sondern in das Gebiet der Regeneration gehörig, soll die Fähigkeit der Schwämme, nach Zerlegung in zwei oder mehrere Stücke weiterzuleben und zu vollständigen Schwämmen heranzuwachsen, wegen der weitgehenden Bedeutung dieser Erscheinung nicht ganz übergangen werden. Schon seit O. Schmidt's kulturell nutzbar gemachten Versuchen ist dieses Verhalten von den Badeschwämmen allgemein bekannt und hat auch neuerdings wieder eine eingehende Behandlung vom wissenschaftlichen Standpunkt aus erfahren (Allemand, Cotte, 1907 und 1908). Ungleich viel weitgehender sind nun die Ergebnisse, zu denen die sehr interessanten Versuche von H. V. Wilson (1907) führten, da bei ihnen eine Zerlegung in sehr kleine, geringwerthige Theilstücke vorgenommen wurde. Dies geschah auf die Weise, dass Stücke des betreffenden Kieselschwammes (eines Monactinelliden, Microciona) durch Gaze hindurch gepresst und somit in recht kleine Bestandtheile zerlegt wurden; zumeist sollen es isolirte Zellen sein (Amöbocyten, Archäocyten, modificirte Kragengeisselzellen u. s. f.), die sich am Boden des Gefässes ansammeln und sich hier alsbald wieder vereinigen. Dadurch bilden sich kleine Zellgruppen (falls solche nicht auch erhalten blieben), die ihrerseits wieder zu etwas grösseren Massen verschmelzen. Das Ergebniss ist die Bildung krustenartiger Gebilde auf der Unterlage, die zunächst eine ziemlich gleichartige Beschaffenheit zeigen, dann aber an der Oberfläche eine Membran, darunter Bindegewebszüge, Kanäle und Geisselkammern zur Entwicklung bringen; über der Kruste erheben sich kurze Oscularröhren, so dass also aus den stark isolirten Theilen vollständige kleine Schwämme hervorgehen, was bereits in etwa 6—7 Tagen geschehen kann.

Ganze Schwämme können auch aus grösseren und kleineren Stücken gezogen werden, die durch Zerzupfen solcher Exemplare von Microciona gewonnen wurden, welche bis zum Beginn des vorerwähnten Degenerations- und Reductionsprocesses in Aquarien gehalten worden waren (vgl. p. 485/86). Der Zerfall des Schwammes in kleine Theilstücke und deren Entwicklung zu neuen Individuen kann somit auch auf experimentellem Wege und durch verschiedenartige mechanische Eingriffe hervorgerufen werden, so dass der von Wilson gezogene Vergleich zwischen beiden Vorgängen in der That recht nahe liegt. — Mit Recht legt übrigens Wilson bei den von ihm angestellten Versuchen ein besonderes Gewicht darauf, dass den isolirten Stücken des Schwammkörpers keine Individualität zukommt, sondern

dass sie zu mehreren verschmelzen können und dann ebenso ein einheitliches Individuum daraus hervorgeht, als wenn nur ein Theilstück zu Grunde liegt.

Verschmelzungvorgänge sind bei den Poriferen auch sonst, und zwar schon länger bekannt gewesen; sie müssen hier um so mehr Erwähnung finden, als ähnliche Erscheinungen auch bei den Cnidariern (Hydroiden und besonders Actinien, p. 577) vorkommen. Nach den schon früher (von CAVOLINI, GRANT, BOWERBANK, CARTER, LIEBERKÜHN, HAECKEL u. A.) gemachten und später wiederholten Beobachtungen können solche Schwammindividuen, die ziemlich nahe bei einander festgewachsen sind und dadurch in Berührung gerathen, so eng mit einander verwachsen, dass sie nicht mehr zu trennen sind und schliesslich bei weiterem Wachsthum zur Bildung eines gemeinsamen Stockes zusammenfliessen. Nach HAECKEL's Auffassung (1872, I, p. 394) trägt diese Concrescenzerscheinung bei den Kalkschwämmen in sehr beträchtlichem Masse zur Stockbildung bei, sie tritt aber auch bei anderen Poriferen auf und ist bei verschiedenen Kiesel- und Hornschwämmen beobachtet worden.

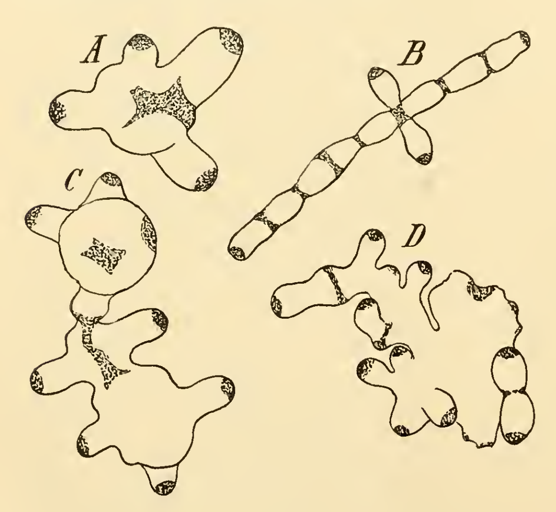


Fig. 333. In Verschmelzung begriffene Larven einer Art von L i s s o d e n d o r y x. (Nach H. V. WILSON, 1907.)
A Gruppe von ungefähr 6 Larven, *B* eine Gruppe von 4 Larven ist durch Ansetzen eines Larvenpaares am einen Ende und zweier Paare am entgegengesetzten Ende zu einem Complex von 10 Larven vergrössert worden, *C* eine aus 4 Larven bestehende Gruppe hat sich mit einer solchen vereinigt, die aus 5—6 Larven besteht, *D* Complex von mehr als 10, wahrscheinlich gegen 20 Larven.
Die dunklen Endpartien entsprechen dem im Leben tiefblau gefärbten Hinterende des im übrigen farblosen oder nur vorn lichtblau getönten Larvenkörpers.

Entsprechende Erscheinungen kennt man auch bei den Larven, von denen mehrere verschmelzen und sich dann zu einem einheitlichen Schwamm weiter entwickeln können (GRANT, DELAGE). H. V. WILSON hat diese Erscheinung neuerdings eingehender geprüft; er konnte feststellen, dass die Larven von L i s s o d e n d o r y x zu der Zeit, wenn sie das Herumschwärmen aufgegeben haben und am Boden herumkriechen, leicht mit einander verschmelzen. Bringt man sie in geeigneter Weise recht nahe zusammen, so vereinigen sie sich paarweise, und solche Paare verbinden sich wieder mit anderen oder einzelnen Larven (Fig. 333), so dass die Zahl der zu solchen Complexen verschmolzenen Larven bis zu Hundert betragen kann. Kleinere Complexe von 2, 3, 4, 5, auch wohl 6 vereinigten Larven können sich zu einem einheitlichen Schwamm entwickeln; mit steigender Anzahl giebt es jedoch Unregelmässigkeiten und die Metamorphose kann nicht mehr völlig durchgeführt werden; immerhin machen Complexe, die aus 20 Larven

bestehen, die Metamorphose noch theilweise durch. Diese an Larven, wie an den ausgebildeten Thieren beobachteten Erscheinungen lassen recht deutlich erkennen, in welchem geringen Masse die Individualisierung am Spongienkörper vorhanden ist und wie leicht sie aufgegeben wird.

Allgemeines.

Bei den Poriferen ist in ähnlicher Weise, wie es auch für die Cölenteraten festzustellen sein wird, die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung die bei weitem überwiegende; sie führt gewöhnlich zur Bildung der mehr oder weniger umfangreichen Stöcke, seltener zur völligen Individualisirung und Loslösung der neu entstandenen Thiere, welches letztere Verhalten vor allem für die sog. Brutknospen gilt. Wo von Theilung gesprochen wird, erscheint es möglich, dass diese anscheinende Sonderung bereits differenzirter Partien des Schwammkörpers doch schliesslich auf die Entwicklung aus einer primitiven Anlage und somit auf einen Knospungsvorgang zurückzuführen ist. Die Knospung selbst erfährt gewisse Modifikationen, indem die Knospenanlage nicht nach aussen vortritt, sondern unter der Oberfläche liegen bleibt oder sogar weiter ins Innere des Körpers verlegt wird. Auf diese Weise dürften die Dauerzustände nichtdifferenzirter Theile des Schwammkörpers (Dauerknospen) zu Stande kommen, die unter geeigneten Bedingungen wieder einen jungen Schwamm aus sich hervorgehen lassen können. Umgeben sich diese Zellcomplexe mit festen Hüllen, die sie zum Ueberdauern ungünstiger Witterungsverhältnisse besonders geeignet machen, so kommt es zur Bildung der Gemmulae. Diese finden ihr Analogon in den noch zu besprechenden Dauercysten der Scyphistomen und den Statoblasten der Bryozoen.

II. Cnidarier.

Wie bei den Poriferen, so ist die ungeschlechtliche Fortpflanzung auch bei den Cnidariern ungemein verbreitet; sie findet sich in allen Abteilungen, bei Hydroiden, Siphonophoren, Scyphomedusen, Anthozoen und kommt sowohl den Polypen wie den Medusen zu; auf ihr beruht die bei den Cnidariern ebenfalls so stark verbreitete Stockbildung. Dementsprechend sind die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Cölenteraten sehr verschiedenartig und die ganze Auffassung dieser Vorgänge ist um so bedeutungsvoller, als es sich um verhältnissmässig einfache und niederstehende Thierformen handelt.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cnidarier tritt uns sowohl als Theilung (Quer- und Längstheilung), wie als Knospung entgegen, doch fehlt es auch nicht an Vorgängen, bei denen es zweifelhaft bleiben muss, ob sie der einen oder anderen Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unterzuordnen sind. Dazu kommt die als Fragmentation, Laceration, Frustulation u. s. w. bezeichnete Abtrennung grösserer oder kleinerer Theilstücke des Körpers, sowie die hiermit oder mit der Knospung verbundene Bildung von Ausläufern (Stolonisation). Ob und inwieweit diese verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung zu bringen und etwa von einander abzuleiten sind, wird weiterhin zu untersuchen sein; zunächst

sollen sie hier unabhängig von der Art ihres Zustandekommens so behandelt werden, wie sie sich am ungezwungensten an einander fügen. Zwar ist die Knospung die bei weitem häufigste und verbreitetste Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Cölenteraten, doch lassen wir die Theilung vorausgehen, weil ihr Verlauf einfacher und daher in mancher Beziehung ursprünglicher erscheint.

1. Theilungserscheinungen.

A. Quertheilung.

Von dem Verhalten der Protozoen sind wir gewöhnt, diejenige Form der Fortpflanzung für die ursprünglichste zu halten, bei welcher sich der Körper einfach quer durchtheilt, ohne dass anscheinend besondere Vorbereitungen dafür getroffen waren. Dementsprechend sehen wir die Vermehrung in der That bei einigen Cölenteraten erfolgen.

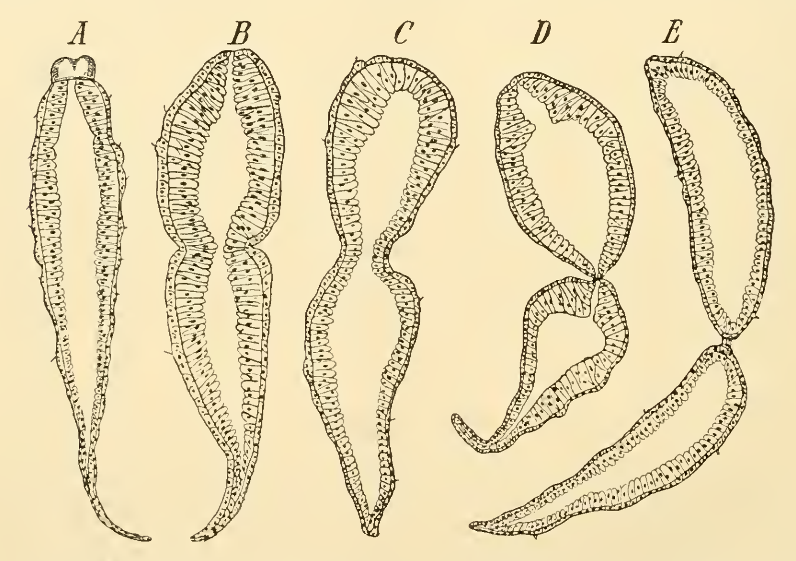


Fig. 334. Protohydra Leuckarti (*A*) in einigen aufeinander folgenden Stadien der Quertheilung (*B—E*), in etwas schematischer Darstellung. (Nach Aders, 1903.)

Hydrozoen. Mit am einfachsten vollzieht sich die Theilung bei Protohydra, was auch insofern bemerkenswerth erscheint, weil man geneigt ist, diesem Thier nicht nur unter den Cölenteraten, sondern unter den Metazoen überhaupt eine besonders niedere Stellung anzuweisen. Jedenfalls zeigt es in Form und Bau ungemein einfache Verhältnisse. Sein schlauchförmiger, am einen Ende geschlossener, am anderen Ende offener Körper, der ungefähr den Bau einer Hydra besitzt, aber tentakellos ist, vermag sich ungefähr in der Mitte durch eine Ringfurche einzuschnüren und durch deren fortschreitende Verengerung in zwei Theilstücke zu zerlegen (Fig. 334 *A—E*). Wenn diese die ihnen fehlenden Theile, die vordere Partie mit der Mundöffnung im einen Fall, das blind geschlossene Ende im anderen Fall, neu gebildet haben, sind sie dem Mutterthier wieder gleich (Greeff, Chun, Aders).

Dieser Theilungsmodus erweckt insofern den Eindruck des Ursprünglichen, als es sich ähnlich wie bei den durch Quertheilung sich vermehrenden Protozoen gewissermassen um ein Wachsthum über das individuelle Mass hinaus zu handeln scheint. Es erscheint nicht unmöglich, dass diese einfache Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung als Folge eines Wachsthums zu betrachten ist, welches die Grenze der Individualität überschritt und es nöthig machte, den Körper in zwei oder mehrere Individuen zu zerlegen, welche Annahme nach C. E. v. Bär bekanntlich auch von anderen Autoren gemacht wurde.

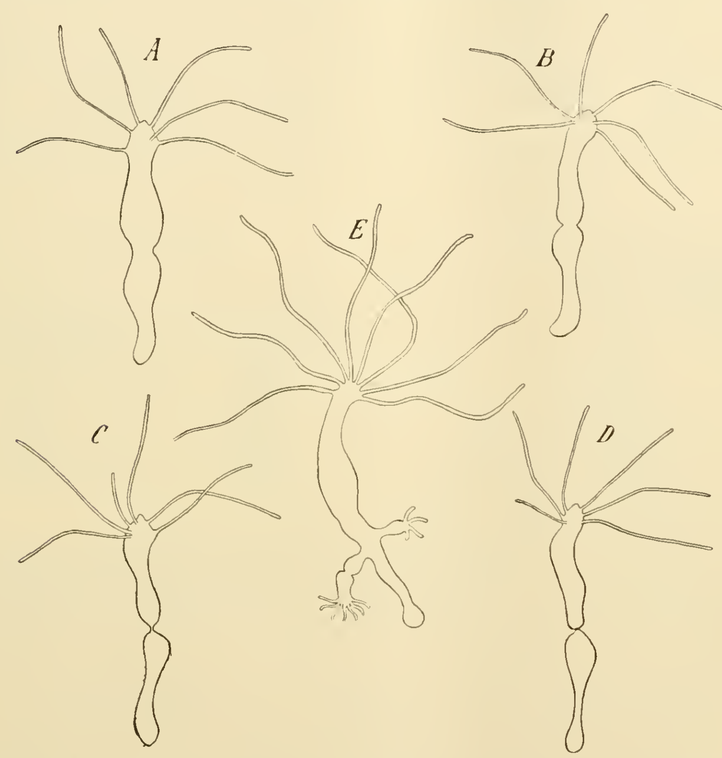


Fig. 335. *A—D* Quertheilung bei Hydra, *E* Hydra mit zwei Knospen, von denen sich bereits eine (die linke) in Quertheilung befindet. (Nach Koelitz, 1908.)

Ganz ähnlich wie Protohydra verhält sich gelegentlich auch Hydra; zwar erfolgt ihre ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise für gewöhnlich durch Knospung (vgl. p. 533, Fig. 380), jedoch kann sie auch durch Quertheilung geschehen. Diese ist vor langen Jahren (1744 und 1755) schon durch Trembley und Rösel von Rosenhof beobachtet und eingehend beschrieben, auch von späteren Beobachtern (so von Marshall und Zoja) wieder aufgefunden worden, erfreute sich aber ihres offenbar verhältnissmässig seltenen Vorkommens wegen keiner rechten Anerkennung (Seeliger, 1896) und wurde auch wohl als durch äussere Schädlichkeiten hervorgerufen angesehen (R. Hertwig, 1906). Jedoch kann es nach neueren Beobachtungen von Koelitz (1908) nicht bezweifelt werden, dass die Hydra-Arten sich durch Quertheilung fortzupflanzen vermögen, wobei es sich um eine, sowohl

bei älteren wie bei jüngeren Individuen auftretende allmähliche Durchschnürung des Körpers handelt (Fig. 335 *A—D*). Das vordere Individuum hat dann seine Fussscheibe, das hintere Thier Mund und Tentakeln neu zu bilden, welche Vorgänge verhältnissmässig rasch verlaufen[1]). Sogar an den Knospen kann die Theilung schon eintreten (Fig. 335 *E*).

Bei dem an Protohydra wie an Hydra zu beobachtenden Theilungsvorgang findet anscheinend ohne weitere Vorbereitung nach allmählicher Einschnürung der Theilungsstelle die Trennung der beiden Theilstücke statt, also eine Theilung ohne vorhergehende und mit nachfolgender Regeneration der neu zu bildenden Körperpartien, so wie wir sie später noch von anderen Thierformen, ganz besonders von den Würmern, kennen lernen werden. Auf diese Weise erfolgt die Theilung jedoch nicht immer, sondern wir kennen Beispiele, allerdings bei weniger ursprünglichen, sondern bei höher differenzirten Cölenteraten, bei denen sich die Theilung schon ehe sie sich vollzieht, am Körper durch die Neubildung von Organen zu erkennen giebt. Der Architomie würde also auch hier wie bei den Plathelminthen und Anneliden (p. 581 ff.) eine Paratomie gegenüberzustellen sein.

Anthozoen. In der angedeuteten Weise verhält sich Gonactinia prolifera bei ihrer Quertheilung, welche Art der Fortpflanzung übrigens für die Actinien recht ungewöhnlich ist (Sars, Blochmann und Hilger, Prouho, Carlgren). Bei der zuerst von M. Sars an der norwegischen Küste aufgefundenen kleinen Actinie ist die Quertheilung eine sehr häufige Erscheinung; ausserdem kann sie sich noch durch Knospung vermehren, wie Blochmann und Carlgren feststellen konnten, bekanntlich ein bei den Actinien ebenfalls recht ungewöhnliches Verhalten, welches denn auch bei dieser Actinie nur selten beobachtet wurde (Fig. 405, p. 564).

Als Zeichen der beginnenden Quertheilung tritt bei Gonactinia etwas unterhalb der Körpermitte ein Kranz kleiner knospenartiger Hervorragungen auf, die Anlagen der neuen Tentakeln, die bald weiter auswachsen (Fig. 336). Es kommt dann über ihnen zu einer Einschnürung und schliesslich zur Loslösung des oberen Theilstücks, welches die Fussscheibe neu zu bilden hat, während das untere Individuum Mundscheibe und Schlundrohr zur Entwicklung bringt.

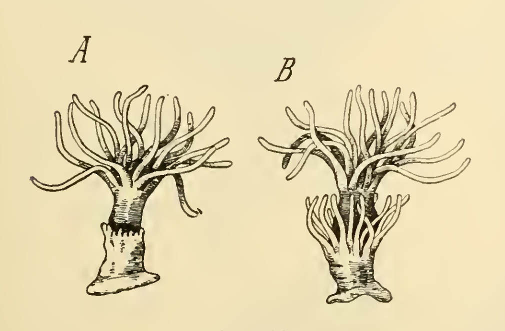
Neuerdings konnte Carlgren die von den früheren Beobachtern über die Quertheilung der Gonactinia prolifera gemachten Wahrnehmungen insofern ergänzen, als er Sars Angabe von der abermaligen Theilung des distalen Sprösslings nicht nur zu bestätigen, sondern sogar als die Regel zu erweisen vermochte. Dieser Theilungsvorgang wird in ähnlicher Weise eingeleitet wie der des ungetheilten Thiers, indem ein neuer Tentakelkranz auftritt (Fig. 337) und dort nach

---

1) Hierzu sei bemerkt, dass wir selbst bei Hydra viridis wiederholt Quertheilungen in grösserer Zahl beobachten konnten, so zuletzt bei Gelegenheit einer Vorlesungs-Demonstration Ende April d. J. Zahlreiche Hydren, die mehrere Tage beobachtet wurden, theilten sich in der oben angegebenen Weise, worauf sich ihr Vorder- und Hinterende zu vollständigen, normal weiter lebenden Thieren ergänzten. Es muss hinzugefügt werden, dass die frisch gefangenen Thiere in einem grossen Aquarium gehalten wurden und sich ihrem ganzen Verhalten nach recht wohl fühlten. Um eine von aussen kommende Beeinflussung scheint es sich daher bei diesen und ähnlichen, schon früher gemachten Beobachtungen weniger, als um zeitweise zahlreich (vielleicht periodisch) auftretende Theilungen zu handeln (Anmerkung bei der Correctur).

Ablösung des proximalen Individuums eine abermalige Theilung erfolgt. Der proximale Sprössling der ersten Theilung macht dagegen (nach den bisherigen Beobachtungen) seinerseits keine neue Theilung durch, so dass immer nur eine Kette von 3 Individuen entsteht.

Die im Zustand der mehrfachen Theilung befindliche Gonactinia zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit dem in der Strobilation befindlichen Scyphopolypen, zumal wenn das unterste Individuum des in Theilung befindlichen Stockes wieder mit den Tentakeln des Polypen ausgestattet ist (Fig. 342, p. 500). Dieser Vergleich gewinnt dadurch noch an Bedeutung, dass sich die Quertheilung bei Gonactinia auf jugendliche Thiere ohne entwickelte Geschlechtsorgane beschränkt und eine ähnliche Quertheilung, die zur Bildung der später sich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzenden Individuen führt, auch an jugendlichen Individuen anderer Anthozoen, nämlich bei Fungia, Flabellum und gewiss noch bei anderen Steincorallen vorkommt (Bourne, 1903).



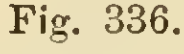




Fig. 336. Fig. 337.

Fig. 336. Zwei Stadien der Quertheilung von Gonactinia prolifera. (Nach Blochmann und Hilger, 1888.)

Fig. 337. Quertheilung von Gonactinia prolifera und Einleitung der Theilung des distalen Sprösslings. (Nach Carlgren, 1903.)

Das merkwürdige, von Stutchbury und Semper entdeckte, von mehreren Forschern (Studer, Moseley, Lister, Döderlein) bestätigte und eingehender von Bourne bei Fungia untersuchte Verhalten jener Corallen besteht darin, dass sich von dem aus der Larve hervorgegangenen, festgesetzten und entsprechend umgestalteten jungen Polypen, nicht unähnlich dem Verhalten der Scyphistomen-Strobila der oberste Theil ablöst und frei wird. Dies geschieht, wenn die Ausbildung des (von Bourne als „Anthoblast“ bezeichneten) jungen Einzelpolypen, auch seines Skelets und der Septen, schon recht weit fortgeschritten ist (Fig. 338 *A*, *B*). Dann löst sich das scheibenförmig verbreiterte, distale Ende (Anthocyathus, nach Bourne) vom Stiel ab (Fig. 338 *C*), wobei gewisse Lösungs-(Resorptions-)Vorgänge zumal an den schon vorhandenen Hartgebilden stattfinden müssen, welche die Abtrennung gestatten. Am losgelösten Anthocyathus lässt die „Narbe“ an der Unterseite noch länger seinen Ursprung erkennen. Der junge Anthocyathus setzt sich nun fest, wächst, breitet sich allmählich aus und wird dadurch zu der bekannten scheibenförmigen Fungia. Auch an dem zurückbleibenden „Anthocaulus“ (Fig. 338 *Ca*) treten Regenerationserscheinungen ein, die den Verschluss des distalen

Endes und seine Umgestaltung bewirken; er kann sich dann von neuem in ähnlicher Weise wie vorher ausbreiten und einen zweiten Anthocyathus liefern (Fig. 338 *D*). Die Zahl der von einem Trophozoid (Anthoblasten) gelieferten Anthocyathen (oder jungen Fungien) ist an den, der Abschnürungsstelle jedes einzelnen entsprechenden Ringen am oberen Ende des Anthocaulus zu erkennen (Fig. 338 *D*). Eine mehrmalige Abschnürung von Theilstücken, die sich nacheinander vom Trophozoid loslösen und auch als isolirte Individuen die Spuren der Ablösung als Narben noch erkennen lassen, findet nach Bourne's späterer Darstellung (1903) auch bei der zu den Turbinoloiden gehörigen Gattung Trochocyathus statt.



Fig. 338. *A* Anthoblast von Fungia mit der zur Bildung des Anthocyathus führenden Verbreiterung am oberen Rand, *B* mit völlig ausgebildetem Anthocyathus, *Ca* und *Cb* Anthocaulus mit abgelöstem Anthocyathus, *D* Anthoblast mit einem zweiten Anthocyathus, nachdem der erste abgelöst war, wie noch am Schnürring (unter dem Anthocyathus) ersichtlich; an der Basis des Anthocaulus ist ein junger Anthoblast angeheftet. (Nach G. C. Bourne, 1893.)

Schon SEMPER bezeichnete ganz richtig den Anthoblasten als Amme, da von ihm aus auf ungeschlechtlichem Wege neue Individuen gebildet werden, die sich dann ihrerseits geschlechtlich fortpflanzen: es liegt also ein Generationswechsel vor, welchen auch SEMPER bereits mit demjenigen der Scyphomedusen verglich. Die Uebereinstimmung wird noch dadurch erhöht, dass der Anthoblast, ähnlich wie es auch bei den Scyphopolypen der Fall ist (Fig. 401, p. 560), seitliche Knospen hervorzubringen vermag und dadurch ein, freilich nur leicht verzweigtes und aus wenigen Individuen bestehendes Stöckchen (BOURNE's „Anthocormus") zu Stande kommt (Fig. 339 *A*). Es scheint, dass andere Steinkorallen, z. B. der zu den Turbinoliden gehörige Blastotrochus nutrix, an ihrem Trophozoid nur solche laterale Knospen hervorbringen (Fig. 339 *B*), die sich dann ebenfalls von dem Stöckchen ablösen und nach ihrer Festsetzung zu den Geschlechtsthieren auswachsen.

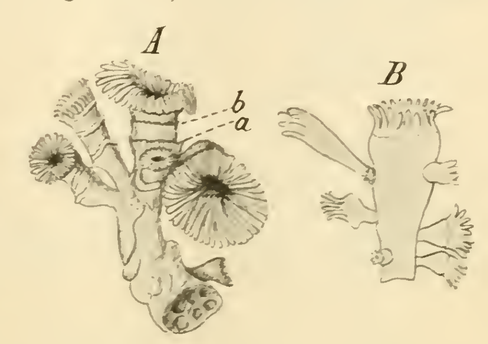


Fig. 339. Seitliche Knospenbildung am Anthoblasten (Anthocormus) von Fungia (*A*). *a* Narbe eines abgelösten Anthocyathus, bei *b* die Trennungsfurche eines solchen, der zum Ablösen reif ist; *B* Anthocormus von Blastotrochus nutrix. (Nach SEMPER, 1872.)

Das letztere Verhalten erinnert insofern mehr an den Generationswechsel der Hydroidpolypen, als Seitenknospen des Stockes zur Bildung der Geschlechtsindividuen führen. Ob nun auch bei den Anthozoen der hier als Theilung angesprochene Vorgang als „terminale Knospung" aufzufassen und von der lateralen Knospung herzuleiten, somit als secundäre Erscheinung anzusehen ist, soll hier zunächst unberücksichtigt bleiben.

Die **Strobilation der Scyphomedusen** lässt sich ungezwungen an die als Quertheilung beschriebenen Vorgänge bei den Anthozoen anschliessen, wie denn auch schon verschiedentlich auf sie hingewiesen werden musste. Sie besteht darin, dass an dem aus der Planulalarve entwickelten, festsitzenden Scyphopolypen (Fig. 340) eine ringförmige Einschnürung entsteht und der obere Theil sich loslöst, um (nach entsprechender Umwandlung) als Geschlechtsthier ein freies Leben zu führen (Fig. 341 und 342). Die an dem zur Ablösung gelangenden Theilstück stattfindenden Umwandlungen sind gerade das Eigenthümliche des Vorganges, denn sie führen dazu, dass dieses Theilstück die Organisation einer Meduse erlangt. Die Theilung hat also in diesem Falle die Entstehung zweier verschiedenartiger Individuen zur Folge, denn der untere festsitzende Theil kann nach Ausbildung eines Peristomfeldes, Mundes und neuer Tentakeln wieder zum Polypen werden.

Die Umwandlungen, welche der obere Theil des Scyphistoma erfährt, bestehen in dem Zurücktreten und allmählichen Schwinden der Tentakel, sowie im Auftreten der Randlappen, in der Umformung der Proboscis zum Manubrium der Meduse und endlich in einer weit-

gehenden Modification des Gastrovascularsystems zur Ueberführung in dasjenige der Meduse (Fig. 341—343). Wenn der obere Theil die

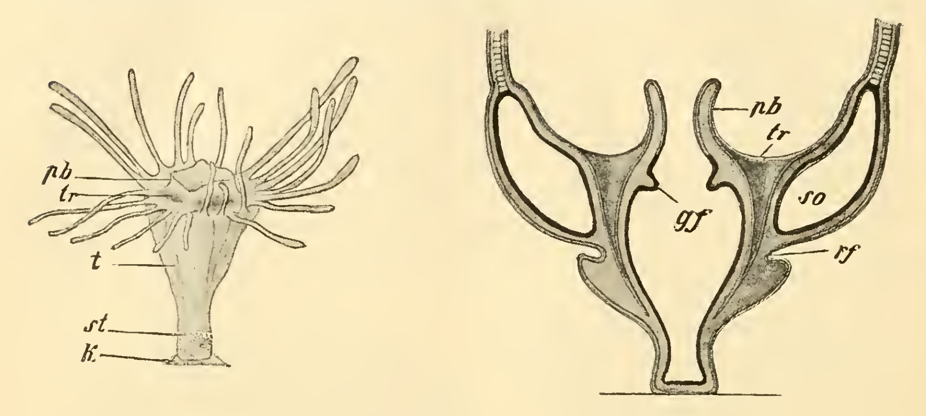


Fig. 340. Fig. 341.

Fig. 340. Scyphistoma von Aurelia aurita. *k* Klebmasse, *pb* Rüssel, *st* Stiel, *t* Täniolen, *tr* Septaltrichter.

Fig. 341. Interradialer Längsschnitt durch eine monodiske Strobila mit noch erhaltenen Scyphistomatentakeln. (Etwas schematisirt nach GOETTE, 1887.)

gf Gastralfilamente, *pb* Proboscis, *rf* Ringfurche, *so* Septalostien, *tr* Septaltrichter.

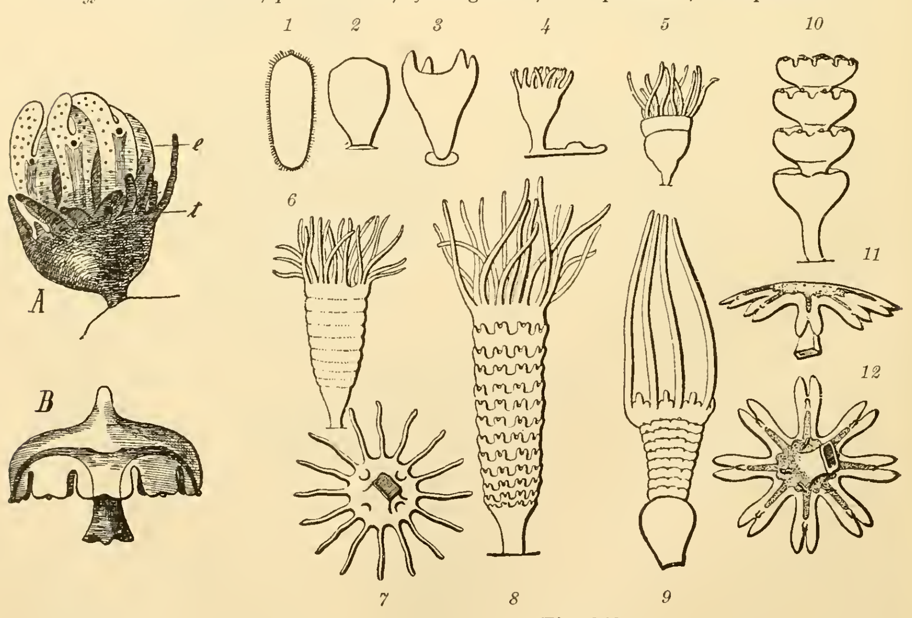


Fig. 342. Fig. 343.

Fig. 342. *A* Strobila monodisca von Cyanea capillata. (Nach P. J. VAN BENEDEN, 1866.) *B* Ephyra pedunculata von Aurelia aurita. (Nach E. HAECKEL, 1881.) *l* Lappen der Ephyra, *t* neugebildeter Tentakelkranz des Scyphistoma am basalen Theilstück.

Fig. 343. Entwicklungscyclus von Aurelia aurita. (Aus HATSCHEK's Lehrbuch der Zoologie.)

1 Planula, *2* festgesetzte Larve, *3* junges Scyphistoma mit 4 Tentakelknospen, *4* mit Stolonenbildung, *5* Beginn der Strobilation (Ringfurche), *6—10* verschiedene polydiske Strobilae, *7* Scyphistoma von oben, *11* Ephyra von der Seite, *12* von unten gesehen.

entsprechende Umbildung zur Meduse durchgemacht hat, löst er sich ab und gelangt als Ephyra zu freiem Leben, um sich während diesem zum geschlechtsreifen Thier auszubilden. Am unteren, festsitzenden Theil können dann Proboscis und Tentakeln sich von neuem ausbilden, so dass wieder ein vollständiger Scyphopolyp entsteht, an dem sich der gleiche Vorgang später wiederholen kann.

Spielt sich die Theilung in der geschilderten Weise ab, so spricht man von einer monodisken Strobila, doch kann sich der Vorgang rasch hinter einander an demselben Polypen wiederholen, ohne dass es an dem zurückbleibenden Theil zur Ausbildung der Scyphistomatentakel und der zugehörigen Partien des Peristomfeldes kommt.



Fig. 344.

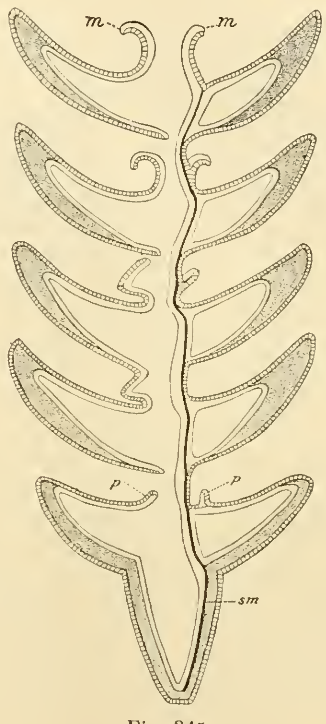


Fig. 345.

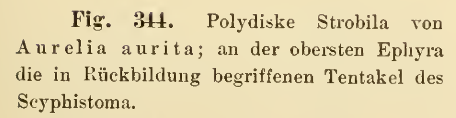


Fig. 344. Polydiske Strobila von Aurelia aurita; an der obersten Ephyra die in Rückbildung begriffenen Tentakel des Scyphistoma.

Fig. 345. Polydiske Strobila von Chrysaora im Längsschnitt, schematisirt. (Nach Heric, 1909.)

m Manubrium der Meduse, *p* Proboscis, *sm* Septalmuskel.

In diesem Falle sitzt also eine grössere oder geringere Zahl von Ephyren in Form des bekannten Tellersatz-ähnlichen Stadiums über einander, die polydiske Strobila (Fig. 344 und 345). Das Auftreten der einen oder anderen Theilungsform hängt von gewissen Umständen, zumal von äusseren Bedingungen ab und beide werden bei denselben Arten gefunden (Aurelia, Cotylorhiza, Chrysaora). Die Verbindung dieser Individuen unter einander, zumal der Uebergang des aboralen Theils des vorhergehenden in den oralen Theil des nachfolgenden Individuums ergiebt ein ganz eigenartiges Bild (Fig. 345). Hier sind es also, abgesehen von den Modificationen, welche das zuerst gebildete Individuum erfuhr, gleichartige Individuen, die durch den Theilungsact aus einander entstanden, mit Ausnahme jedoch des zuletzt übrig bleibenden Individuums, welches nach Ab-

schnürung einer oft recht beträchtlichen Zahl von Ephyren mit Proboscis, Mundfeld und Tentakeln ausgestattet wird, um als Scyphistomapolyp weiter zu bestehen (M. SARS, HAECKEL, CLAUS, GOETTE, BIGELOW, FRIEDMANN, HERIC, O. MAAS u. A.).

Die Vorgänge, welche zur Wiederherstellung des Polypen und besonders zur Ausbildung der Ephyra, sowie zu deren Umbildung in die fertige Meduse führen, sollen hier nicht weiter berührt werden, da sie mit den früheren Entwicklungsvorgängen im engen Zusammenhang stehen und daher schon im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs, p. 65—80, behandelt wurden. Ausser in den Untersuchungen von CLAUS und GOETTE haben diese Fragen in denjenigen von HYDE, BIGELOW, HEIN, FRIEDEMANN, HADZI und HERIC eine weitere Bearbeitung erfahren.

Die Fortpflanzung der Scyphomedusen stellt sich als Wechsel zwischen einer ungeschlechtlichen Generation, dem Scyphopolypen und einer Geschlechtsgeneration, der Meduse, dar, entspricht also dem Begriff der Metagenesis. Der Generationswechsel kann aber dadurch unterdrückt werden, dass der Scyphopolyp ohne Auftreten der Theilungsfurche sich direct zur Ephyra umwandelt. Wie die polydiske in die monodiske Strobila übergeht, so kann also, wenn auch nur ausnahmsweise, an ihr die Theilung unterbleiben, wodurch HAECKEL's festsitzend wie freischwimmend beobachtete „Ephyra pedunculata“ zu Stande kommt (Fig. 342 *B*). Bei Pelagia geht die freischwimmende Planulalarve unter Durchlaufen eines Scyphistomaähnlichen, aber freien Stadiums (nach GOETTE) direct in die Medusenlarve (Ephyra) über, so dass also bei ihr normaler Weise von einem Generationswechsel nicht die Rede ist (A. KOWALEVSKY, METSCHNIKOFF, GOETTE).

Wie schon erwähnt wurde, besitzt der Scyphopolyp ausser der Fähigkeit zur Quertheilung („terminalen Knospung“) noch diejenige der (lateralen) Knospung und Stolonenbildung (vgl. auch weiter unten p. 560 und 568). Dieses Verhalten, sowie die sehr characteristische Erscheinung, dass bei der Strobilation der Scyphomedusen die zur Ablösung kommenden Theilstücke eine von dem Scyphopolypen wesentlich verschiedene Gestaltung annehmen, indem sie sich zu Medusen umbilden, bezw. bei den weiteren Theilungen gleich als solche zur Abschnürung gelangen, gab dazu Veranlassung, diese Vorgänge mit der durch (laterale) Knospung erfolgenden Medusenbildung bei den Hydroidpolypen zu vergleichen und sie als einen bis zu einem gewissen Grade entsprechenden Bildungsvorgang, nämlich als terminale Knospung, anzusehen. Dass aber zwischen diesen Vorgängen sehr beträchtliche Unterschiede bestehen, geht aus der gegebenen Darstellung, sowie aus den Beziehungen hervor, in welche der Strobilationsvorgang hier gebracht wurde.

B. Längstheilung.

Unter einem wesentlich anderen Bild als die Quertheilung vollzieht sich die Längstheilung. Es ist auffallend, dass sie bei den niederen und einfach organisirten Formen (Hydroiden) wenig verbreitet zu sein scheint, dagegen bei ihren Medusen, sowie auch bei Anthozoen, häufiger vorkommt. Vielleicht deutet dies auf eine Herleitung dieser Fortpflanzungsart von der Knospung und somit auf eine geringere Ursprünglichkeit hin.

Hydromedusen. Längstheilung zeigt das von Ussow beschriebene Polypodium hydriforme, jener merkwürdige, in den Eiern des Sterlets lebende, den Hydroidpolypen zugerechnete schlauchförmige Parasit (Fig. 364, p. 518), dessen freilebende Form einer Hydra ähnelt. Dieses im Besitz von 24 Tentakeln befindliche Stadium theilt sich der Länge nach, so dass zwei Polypen mit je 12 Tentakeln entstehen, die ihrerseits wieder denselben Theilungsvorgang durchmachen, so dass schliesslich Individuen mit nur noch 6 Tentakeln zu Stande kommen (Fig. 346 *A—C*). Die fehlenden Tentakeln können dann neu gebildet werden, d. h. die durch Theilung entstandenen Thiere vermögen wieder zum Zustand des Mutterthieres heranzuwachsen (Ussow, Lipin).

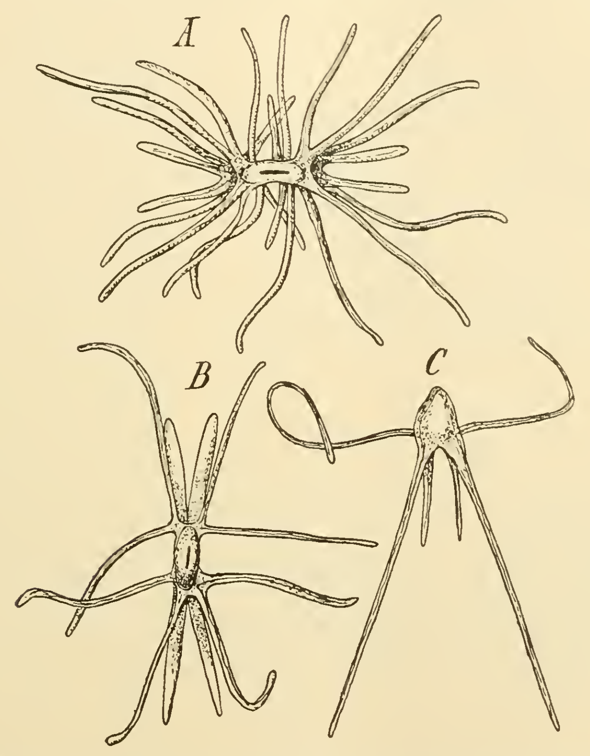


Fig. 346. Polypodium hydriforme. *A* die mit 24 Tentakeln versehene freilebende Form, *B* die aus ihr hervorgegangene, 12 Tentakeln tragende, und *C* die dieser entstammende, sechstentaklige Form. (Nach M. Ussow, 1887.)

Das Verhalten von Polypodium steht übrigens nicht allein, denn es hat sich neuerdings herausgestellt, dass die bereits von den älteren Forschern (Trembley und Rösel) beschriebenen Längstheilungen von Hydra, die man für recht zweifelhaft anzusehen geneigt war, dennoch einen besonderen Fortpflanzungsmodus dieser einfachen Polypen darstellen (Parke, Leiber, Korschelt). Die Längstheilung beginnt mit einer Einkerbung vom Mund her und setzt sich allmählich nach unten hin fort, so dass zwei nur noch mit dem Fussende zusammenhängende Thiere entstehen, die sich schliesslich von einander trennen

(Fig. 347 *A—C*). Dieser Verlauf der Längstheilung konnte neuerdings in einigen Fällen für verschiedene Hydra-Arten von Koelitz (1909) bestätigt werden.

Als auffallend wurde es schon vorher bezeichnet, dass diese anscheinend so einfache Fortpflanzungsweise häufiger bei den Hydromedusen, als bei den Polypen beobachtet wurde, aber vielleicht liegt dies daran, dass es sich bei ihnen möglicher Weise gar nicht um so ursprüngliche Verhältnisse, sondern vielleicht um eine Ableitung von Knospungsvorgängen handelt, die bei den Medusen nicht zu selten sind. Als wirkliche Längstheilung dürfte die schon vor langen Jahren von Kölliker an einer jugendlichen Meduse (Stomobrachium mirabile), der Larvenform einer Aequoride (Mesonema coerulescens), beobachtete Fortpflanzung anzusehen sein. Bei dieser Meduse beginnt die Theilung damit, dass der Mundschlauch sich spaltet und diese Spaltung immer weiter geht, so dass Thiere mit theilweise und vollständig getrennten Magenschläuchen gefunden werden. Nun beginnt zwischen den beiden Magenschläuchen aussen an der Scheibe die Bildung einer Meridionalfurche (Fig. 348. nach Lang), welche, tiefer und tiefer einschneidend, die Qualle in senkrechter Richtung, d. h. in der Ebene des früheren Mundstiels, halbirt, wobei die beiden Hälften allmählich aus einander weichen, so dass sie Anfangs noch durch eine breite, später durch eine immer schmäler werdende Brücke in Verbindung stehen. Bei den kürzlich getheilten Thieren liegt der Magenstiel excentrisch und an dieser Seite wird der Schirm gradlinig begrenzt, wie er überhaupt bei solchen Individuen halbkreisförmig gestaltet ist, so dass ihnen ein Stück des Schirmes zu fehlen scheint und sie zunächst den Eindruck hervorrufen, ais ob sie verletzt seien (Fig. 348, nach Lang). Sie ergänzen sich dann jedenfalls zu vollständigen Individuen. Ehe dies jedoch geschieht, kann an ihnen eine nochmalige Theilung eintreten (Fig. 348 u. 349, von Gastroblasta) und aus dem Vorhandensein sehr kleiner Medusen wurde geschlossen, dass sich der Vorgang mehrmals hinter einander wiederholt.

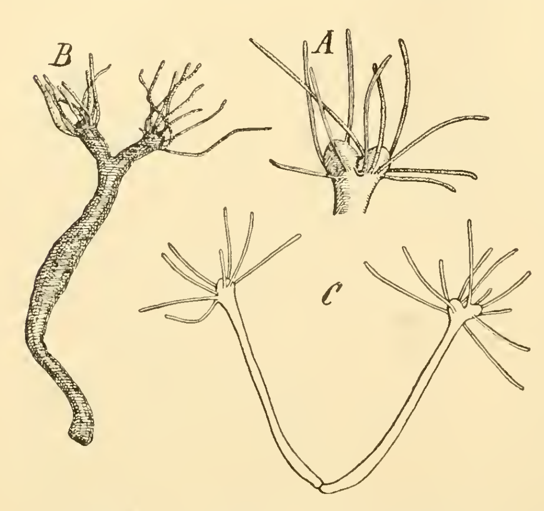
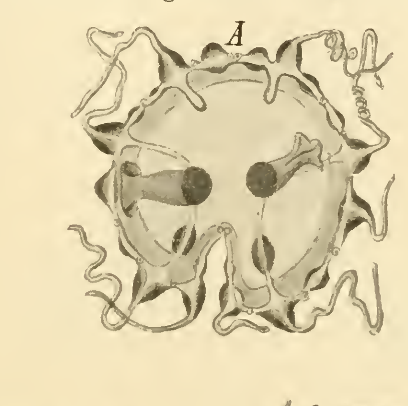


Fig. 347. Drei Stadien der Längstheilung von Hydra viridis. (Nach A. Leiber, 1909.)
A Beginnende Längstheilung, Spaltung des freien Endes, *B* Fortsetzung der Theilung, *C* die Theilung ist bis zur Fussscheibe fortgeschritten, das rechtsseitige Individuum ist im Begriff, sich abermals zu theilen.

Dem Begriff der Längstheilung nicht so vollständig entsprechend sind die an anderen Medusen beobachteten Theilungserscheinungen, wie dies auch bereits von Chun hervorgehoben wurde (Cölenteraten p. 225). Es handelt sich dabei ebenfalls um zwei kleine Leptomedusen, um

das von M. DAVIDOFF beobachtete Phialidium variabile und die durch A. LANG's Untersuchung so bekannt gewordene Gastroblasta raffaeli, beide zu den Eucopiden gehörig.

Bei Phialidium beginnt der Theilungsvorgang damit, dass an der Basis des Magenstiels am Ursprung eines Radiärkanals eine kleine, nach unten vorragende Knospe als Anlage eines neuen Magenstiels entsteht, und zwar geschieht dies in einem noch sehr jugendlichen Stadium der Meduse. Die beiden Magenschläuche rücken dann etwas auseinander, wobei sich der Schirm der Meduse ein wenig in die Länge zieht und sie somit eine ellipsoide Gestalt annimmt (Fig. 349 von Gastroblasta). Die Durchtheilung erfolgt dann zwischen den beiden Magenschläuchen in senkrechter Richtung zur Längsaxe, indem vom Scheibenrand die Einschnürung nach der Mitte hin vordringt und die Meduse in zwei ungefähr gleiche Hälften zerlegt (Fig. 348 und 349). Jedoch kann dieser Theilungsmodus dadurch gewisse Modificationen erfahren, dass nicht nur ein zweiter, sondern noch ein dritter Mundstiel auftritt und zwar brauchen diese nicht an der Basis der ersten, sondern können im Verlauf eines Radiärkanals hervorknospen (Fig. 348).



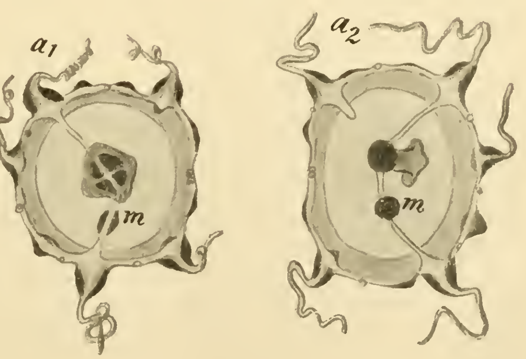


Fig. 348. Gastroblasta raffaeli in Theilung. *A* Einschnürung vom Schirmrand her, a_1 und a_2 die daraus hervorgehenden Theilstücke, die neben ihrem Magenschlauch bereits die Anlage eines neuen solchen (*m*) zeigen. (Nach A. LANG, 1886.)

Das letztere Verhalten gilt auch für Gastroblasta, bei welcher drei und mehr Magenschläuche gefunden werden (KELLER, A. LANG). Die Theilung erfolgt in ähnlicher Weise, wie es für die anderen Medusen geschildert wurde (Fig. 348), und nach A. LANG's Darstellung ist anzunehmen, dass auf die erste Theilung noch eine zweite folgt, so wie es sich aus den von LANG aufgefundenen Individuen ergab und durch seine hier wieder gegebene schematische Abbildung erläutert wird (Fig. 349). Die Production von Magenschläuchen, welche zunächst die beginnende Theilung anzeigt, wird auffallender Weise weiter fortgesetzt, so dass die Neubildung der Magenschläuche mit der Theilung nicht Schritt hält, sondern sie übertrifft, und in Folge dessen Medusen mit mehr als vier (bei großen Exemplaren)

bis neun Magenschläuche angetroffen werden. Offenbar ist die Tendenz zur weiteren Theilung vorhanden und äussert sich in der Neubildung gewisser Organsysteme, ohne dann aber durchgeführt zu werden.

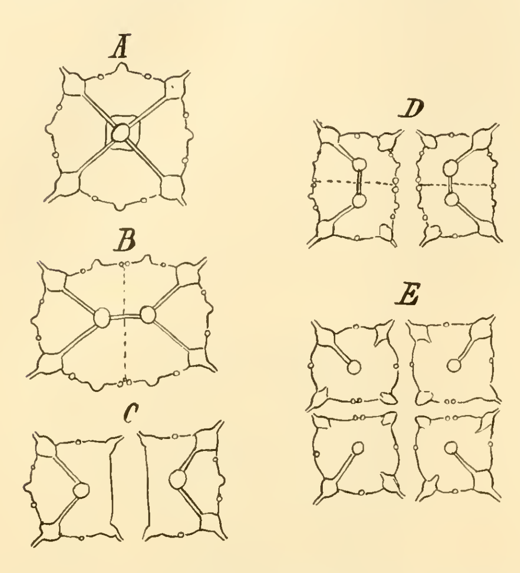


Fig. 349. Schematische Darstellung des Theilungsvorganges bei Gastroblasta raffaeli. (Nach A. Lang, 1886.)

Nach Theilung der Meduse in zwei Hälften (*A—C*) theilen sich diese abermals (*D—E*), so dass vier kleinere Medusen entstanden.

Insofern bei dieser Art der Theilung nicht einfach eine Durchschnürung des Körpers mit den an und in ihm vorhandenen Organen erfolgt, sondern an bestimmten Partien des Körpers erst knospenartig ein Theil der neuen Organisation angelegt wird, worauf dann allmählich die Durchtrennung vor sich geht, liegt hier nicht mehr ein reiner Theilungsact vor, sondern es ist eine gewisse Hinneigung zur Knospung vorhanden und man wird Chun Recht geben müssen, wenn er in Bezug darauf von einer „Combination der Theilung mit der Knospung" spricht.

Wenn auch im Ganzen recht andersartig verlaufend und sich nicht an Medusen, sondern an Polypen vollziehend, aber doch mit diesen Vorgängen in gewisser Weise vergleichbar sind diejenigen, welche Goette (1907) von der Bildung der „Keimsäcke" bei Sertularia beschrieb. Der als modificirte Meduse gedeutete, aber von Goette als solche nicht anerkannte Keimsack spaltet sich als ein schon vorgebildeter, recht umfangreicher Complex, der sich am Grunde eines Polypen (des Gonanthen) bruchsackartig vorbuchtet, von diesem ab. Der Vorgang vollzieht sich mehr unter dem Bilde einer Längstheilung, würde aber doch wohl, falls der „Keimsack" die Bedeutung eines Individuums hat, als Knospung aufzufassen sein, also ebenfalls einen Uebergang zwischen dieser und der Theilung darstellen, wie dies soeben von den Medusen angegeben wurde und noch mehrfach für andere Formen festzustellen sein wird.

Anthozoen. Eine ziemlich verbreitete Erscheinung dürfte die Längstheilung bei den Anthozoen sein. Anscheinende Doppelbildungen bei Actinien sind wiederholt und schon vor langer Zeit (von Dicqemare nach G. H. Parker bereits im Jahre 1775) beobachtet worden. Es handelt sich dabei zumeist um Verdoppelung des Vorderendes, die man zum Theil für Monstrositäten hielt, bei denen man aber doch immer wieder an einen nicht vollendeten Theilungsact dachte (Carlgren, Parker, Torrey). Nach den Untersuchungen der genannten und anderer Autoren ist anzunehmen, dass in der That eine Theilung stattfindet, die, vom oralen Pol ausgehend, das Mundrohr

spaltet und sich weiter nach unten fortsetzt, also eine echte Längstheilung darstellt (Fig. 350).

Merkwürdiger Weise scheinen diese Theilungen ungemein langsam vor sich zu gehen oder aber sie werden nicht fortgesetzt, so dass dann eben die erwähnten Individuen mit doppeltem Vorderkörper zu Stande kämen. Jedenfalls hat man, besonders bei Metridium, solche Individuen Monate lang beobachtet (Parker, Torrey), ohne eine wesentliche Veränderung an ihnen zu bemerken, was allerdings für die letztere Annahme sprechen dürfte (Carlgren). Neuerdings haben Torrey und Mery den Verlauf der Theilung bei Sagartia davisi eingehend verfolgt und für diese Actinie, bei welcher sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung nur in Form der Längstheilung vollzöge, feststellen können, dass sie in mehreren verschiedenen Modificationen erfolgt. In dieser Beziehung, d. h. was den Verlauf der Theilung im Einzelnen, die Stellung der Theilungsebene und dementsprechend die Richtung der Septen in den in Theilung befindlichen oder getheilten Individuen anbetrifft, sei auf die genannten Mittheilungen von Parker, Torrey, Carlgren, sowie Torrey und Mery verwiesen.



Fig. 350. *A* Längstheilungstadium einer Actinie. (Nach Carlgren, 1903), *B* Metridium marginatum. (Nach G. H. Parker, 1899.)

Als auffallend muss es angesehen werden, dass nach den Beobachtungen verschiedener Autoren bei den Actinien die Theilung sowohl vom oralen Pol (Fig. 350), wie vom aboralen Pol aus erfolgen kann (Carlgren, Torrey und Mery, Bohn). Bei Paranemonia und Sagartia, die diesen Theilungsmodus zeigen, beginnt die Theilung mit einer Einschnürung am Fussscheibenrand, die sich über die Fussscheibe festsetzt und allmählich in den Körper distalwärts einschneidet, um sich immer weiter gegen den Mundpol zu erstrecken (Fig. 351), bis beide so gebildeten Individuen nur noch an der Mundscheibe zusammenhängen und dann völlig getrennt werden. Diese Art der Theilung vollzieht sich im Gegensatz zu der anderen sehr rasch, unter Umständen in weniger als 24 Stunden, bei Anthea cereus nach Bohn's Beobachtung sogar in nur 1—2 Stunden. Sie kann hier also direct verfolgt werden und giebt sich ausserdem durch die Wundmale beider Thiere, d. h. durch die an der einen Seite längs des Körpers verlaufenden reparirten Stellen zu erkennen. Active Bewegungen der Fussscheibe leiten die Theilung ein und sie kann durch äussere Umstände, bei Anthea cereus z. B. durch Uebertragen

der Thiere aus unreinem in frisches Wasser, hervorgerufen werden (Bohn 1908).

Bei der zuletzt beschriebenen Art der Längstheilung können übrigens auch mehr als zwei Individuen gebildet werden. Die von beiden Seiten der Fussscheibe ausgehende Einschnürung braucht nicht gerade die Mitte zu treffen, sondern kann mehr seitlich auftreten (Fig. 351 *D*) wobei dann ein kleineres von einem grösseren Individuum abgetrennt wird. Es kann ausserdem noch eine zweite solche Einschnürung hinzukommen (Fig. 351 *E*), worauf sich der Theilungsprocess auf dieselbe Weise vollzieht und also drei Individuen gebildet werden; sogar noch ein viertes und fünftes Individuum kann entstehen, aber dann scheinen die dazu nöthigen Bildungsvorgänge immer unregelmässiger zu werden (Carlgren, Torrey und Mery).

Eine grössere Rolle als bei den Actinien dürfte die Längstheilung bei den stockbildenden Anthozoen (speciell bei den Zoantharien) spielen, obwohl es bei diesen sich durch Knospung fortpflanzenden Formen begreiflicher Weise schwer ist, beide Vorgänge aus einander zu halten.

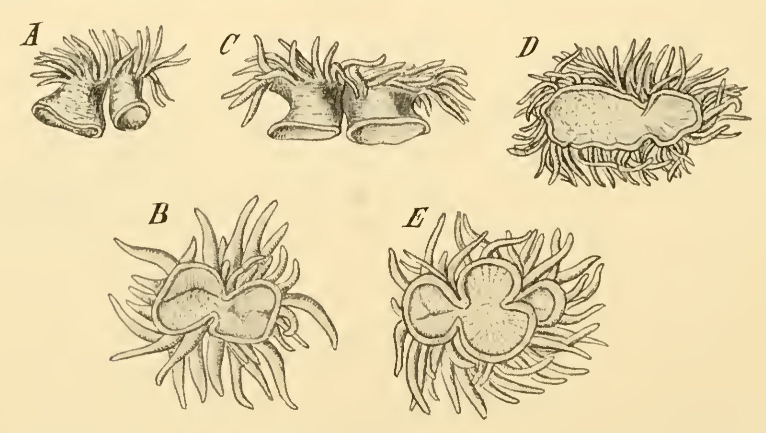


Fig. 351. Längstheilung von Paranemonia Contarini. *A* und *B* Beginn der Theilung von der Fussscheibe her, *C* und *D* weiter fortgeschrittene Stadien, von der Seite gesehen, *E* Dreitheilung, von der Fussscheibe gesehen. (Nach Carlgren, 1903).

Manche der als Knospung bezeichneten Fortpflanzungsvorgänge lassen sich auf Theilung zurückführen; übrigens treten sie in recht verschiedenen Modificationen auf, von denen hier nur die besonders characteristischen Formen besprochen werden (Studer, v. Koch, Duerden).

Wenn die Theilung so erfolgt, wie sie von den Actinien beschrieben wurde, nämlich dadurch, dass der Polyp vom Mundende aus in zwei ungefähr gleiche Hälften getrennt wird, so liegt der Theilungsact klar genug, zumal wenn er zu einer Trennung der beiden auf diese Weise entstandenen Individuen führt. Die Theilungsebene kann eine sehr regelmässige Lagerung zeigen, und dementsprechend lassen die beiden Hälften je ein Schlundrohr mit der halben Zahl der Septenpaare und je einem Richtungsseptenpaar erkennen (Fig. 352 *A* und *B*). Da zwar weiterhin neue Septenpaare, aber keine neuen Richtungssepten gebildet werden, so können die durch Theilung entstandenen (im Gegensatz zu den durch Knospung gebildeten) Polypen keine ganz vollständige Ausbildung erlangen. Ueberhaupt braucht die Theilung nicht völlig

durchgeführt zu werden, und bevor die erste Theilung vollzogen ist, kann eine neue einsetzen. Auf diese Weise kommen Polypen mit mehrfachen Mundöffnungen, Schlundröhren und Septensystemen, aber

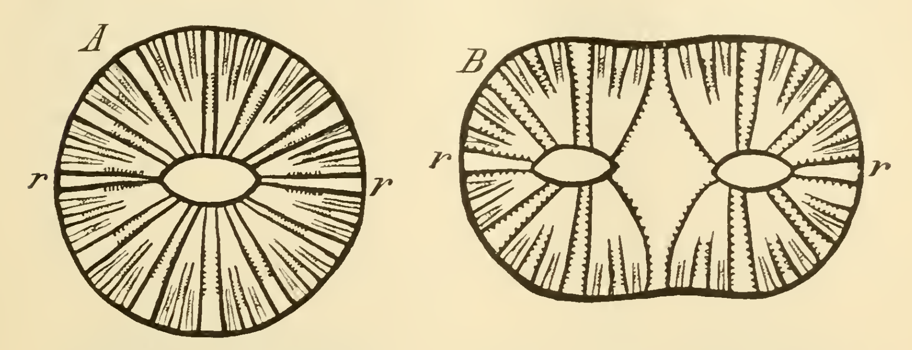


Fig. 352. Manicina areolata, Durchschnitt eines ungetheilten Polypen und eines in Theilung begriffenen Polypen, letzterer mit 2 Schlundröhren und getrenntem Septensystem; *r* Richtungssepten. (Nach DUERDEN, 1902.)

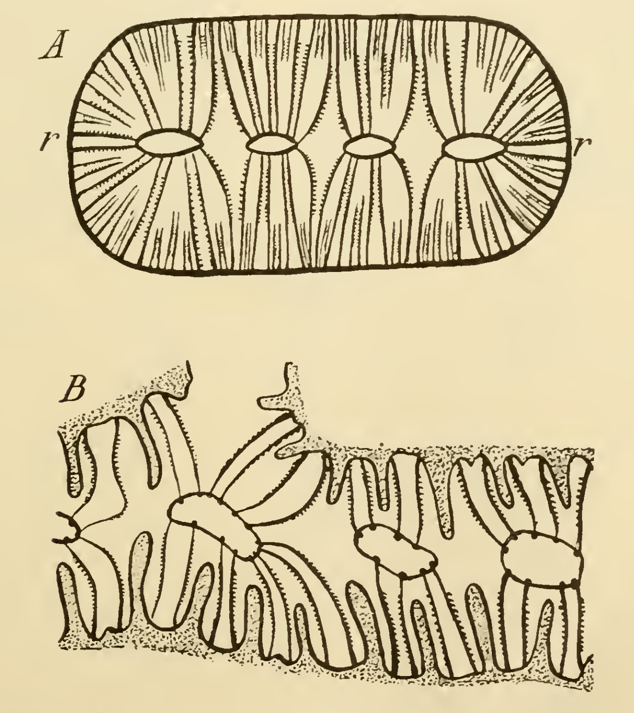


Fig. 353. *A* Manicina areolata mit 4 Schlundröhren und 4 Septalsystemen, *B* Maeandrina labyrinthica mit 2 vollständigen Schlundrohrsystemen und 2 nur theilweise angegebenen. (Nach DUERDEN, 1902.)

mit nur 2 Paar Richtungssepten und einem gemeinsamen Mauerblatt zu Stande (Fig. 353 *A*, *B*). Durch diesen unvollständigen Theilungsvorgang vermehren sich viele Steincorallen und vergrössern auf solche

Weise ihre Stöcke (Fig. 354, Favia, Dichocoenia, Isophyllia, Manicina, Maeandrina, Pectinia, Calpophyllia u. A.).

Dadurch, dass in dem Auftreten der Septenpaare eine gewisse Unregelmässigkeit stattfindet und die Trennung der Einzelthiere eine mehr oder weniger weitgehende ist, kommen hinsichtlich des Polypenbaues die bekannten, auf den Einzelpolypen zunächst schwer zurückführbaren Bilder zu Stande. Man sieht am Skelet der Maeandrinen die oft recht langgestreckten und mehrfach gewundenen Mauerblätter, die am Stock durch mehr oder weniger tiefe Thäler von einander getrennt sind. Innerhalb des Mauerblattes sind die Septen in ungefähr verticaler Richtung zu ihm orientirt, aber im Bereich eines solchen, in sich zurücklaufenden Mauerblattes erkennt man doch an der Stellung der Septen, dass es sich um mehrere theils besser, theils weniger deutlich von einander geschiedene Septensysteme handelt. Freilich

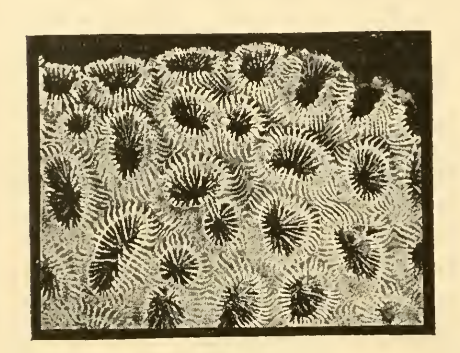


Fig. 354.

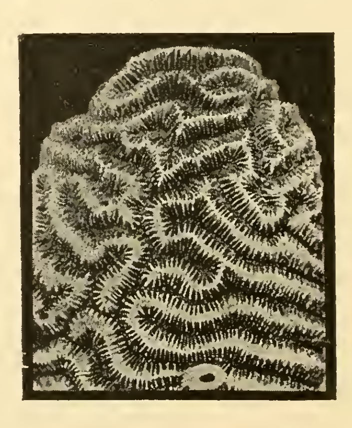


Fig. 355.

Fig. 354. Kalkskelet eines Theiles des Stockes von Coeloria arabica. (Nach KLUNZINGER, aus R. HERTWIG's Lehrbuch der Zoologie, 1907.)

Fig. 355. Kalkskelet eines Theiles des Stockes von Favia cavernosa. (Nach KLUNZINGER, aus R. HERTWIG's Lehrbuch der Zoologie, 1907.)

kann auch diese Unterscheidung verloren gehen, worauf von einer Sonderung der Individuen und Individuengruppen nicht mehr die Rede ist. Zwischen den Mauerblättern können die Thäler flacher werden, bis sie nur noch durch Furchen angedeutet sind und schliesslich ganz schwinden, so dass also eine völlige Verwachsung der Mauerblätter eingetreten ist. Das System des Stockes wird auf diese Weise immer verwickelter und die Zurückführung auf die ihn zusammensetzenden Einzelpolypen immer schwieriger (Fig. 355).

Vollständiger als bei den „fissiparen“ Corallen, wie es soeben geschildert wurde, kann das Ergebniss der Theilung bei den „gemmiparen“, d. h. knospenbildenden Corallen sein, indem bei ihnen, so bei den Gattungen Madrepora, Porites, Cladocora, Oculina u. A., besonders an ungewöhnlich vergrösserten Polypen, die sich durch characteristische Septenanordnung auszeichnen, eine Längstheilung erfolgt (DUERDEN). Sie führt zur Bildung zweier Polypen, von denen jeder mit vollständigem Tentakelkranz, Schlundrohr und Septensystem, also mit 2 Paar Richtungssepten ausgerüstet ist,

während bei den getheilten „fissiparen“ Corallenpolypen jedem der beiden Polypen nur ein Paar zukommt und die beiden ursprünglichen Richtungsseptenpaare sich auf die Gesammtheit der aus einander hervorgegangenen Polypen vertheilen (Fig. 353 u. 356). Während also bei den fissiparen Corallen die Spaltproducte niemals den vollständigen Bau der durch Knospung oder aus der Larve entstandenen Polypen erlangen, ist dies (nach DUERDEN) bei den gemmiparen Corallen der Fall. Die Restitution ist bei ihnen also eine weitergehende. Man hat in diesem Vorgang eine Mittelstufe zwischen Theilung und Knospung finden wollen und von fissiparer Knospung gesprochen (DUERDEN, 1903).

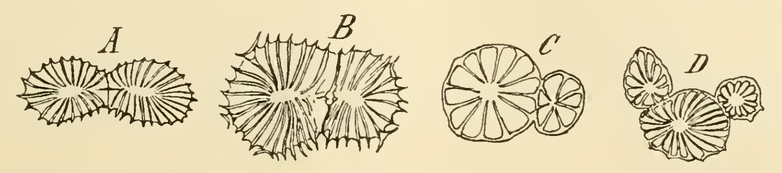


Fig. 356. *A* Dasyphyllia echinulata, *B* Favia conferta, *C* Oculina diffusa, *D* Prionastraea coronata in Längstheilung. (Nach STUDER, 1880.)

Von einer „Theilknospung“ sprach auch G. v. KOCH bei den von ihm eingehend daraufhin untersuchten paläozoischen Corallen, und er wie STUDER führten solche Vorgänge, die man als Knospung angesehen hatte, auf Theilung zurück. Jedenfalls lassen sie sich von den vorher besprochenen Theilungserscheinungen leicht ableiten. Bei

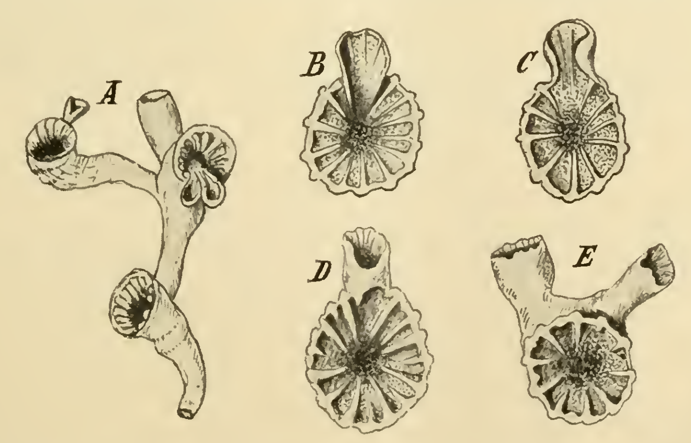


Fig. 357. *A—E* Lophohelia tubulosa mit Ausbuchtungen des Kelches und auf diese Weise entstandenen neuen Individuen. (Nach STUDER, 1877).

v. KOCH's „Theilknospung“ gehen die einzelnen Partien des Tochterkelches aus gleichnamigen Theilen des Mutterkelches hervor. Ein gewisser Unterschied von jenen Theilungsvorgängen ist hauptsächlich dadurch gegeben, dass das eine Theilstück kleiner ist, obwohl sich in dieser Hinsicht alle Uebergänge von erheblich kleineren Theilstücken bis zu solchen von ungefähr gleicher Grösse finden (Fig. 356), wie dies letztere übrigens auch bereits aus der früheren für die Actinien gegebenen Darstellung (Fig. 351) hervorgeht. Wenig umfangreiche Aus-

buchtungen der Wand mit den dazu gehörigen Septen geben zur Bildung neuer Individuen Veranlassung, die sich allmählich vom Hauptthier mehr absetzen und die fehlenden Theile neu bilden (Fig. 356 u. 357). Der Vorgang kann sich gleichzeitig noch an einer anderen Stelle des Polypen vollziehen (Fig. 357 *A* und 356 *D*), so dass sich mehrere Individuen bald nach einander von dem Hauptpolypen abspalten (Studer).

Auch die „Septalknospung", bei welcher der neu entstehende Polyp in wesentlichen Theilen durch Umwandlung von Septen ergänzt und vervollständigt wird, wie es nach v. Koch z. B. bei Stauria geschieht, wäre als Theilung aufzufassen. Dasselbe würde für die vom Rande aus nach innen hin erfolgende Abschnürung gelten, wie sie bei Fungiaceen vorkommen soll. Vom Mauerblatt nach innen zu eintretende Faltungen (Fig. 358 *a*) führen nach Studer's Auffassung schliesslich zur völligen Einschnürung am Rande und zur Ablösung der betreffenden Partie (Fig. 358, bei *b*), die nun als gesonderter Theil im Inneren liegt, eine Einzelfungie darstellen soll und zum Ausgangspunkt einer neuen Colonie würde (Studer). Etwas schwer verständlich will es bei diesem Vorgang erscheinen, dass die Aussenwand bei einer solchen Entstehung des neuen Individuums nach dessen Inneren zu liegen kommt, die Septen aber nach aussen gerichtet sind, wie dies so dargestellt wird (Fig. 358). Ueberhaupt leiden diese Darstellungen von den Knospungs- und Theilungserscheinungen bei den Corallen daran, dass sie nur zum geringen Theil an dem Weichkörper, hauptsächlich aber am Skelet, d. h. also an bereits mehr oder weniger ausgebildeten Theilen gewonnen wurden. Es ist anzunehmen, dass diese Vorgänge manche Modification ihrer Auffassung erfahren würden, wenn man sie in ihrer Entstehung und in ihrem ganzen Verlauf verfolgen könnte. Es mag sein, dass dann die Grenze zwischen Knospungs- und Theilungsvorgängen sich noch mehr verwischen würde. Soweit das Studium des Skeletes es erkennen lässt, ist dieses auch dann der Fall, wenn der Antheil des Mauerblattes an der Bildung des neuen Kelches ein immer geringerer und schliesslich fast völlig verschwindender wird, die Bildung des jungen Kelches aber hauptsächlich vom Boden ausgeht, wie es nach v. Koch bei der „Tabularknospung" geschieht. Dies würde, soweit es sich beurtheilen lässt, als ein Knospungsvorgang aufzufassen sein, so dass also auch die am Hartkörper gemachten Beobachtungen auf Uebergänge zwischen Theilung und Knospung hinweisen.

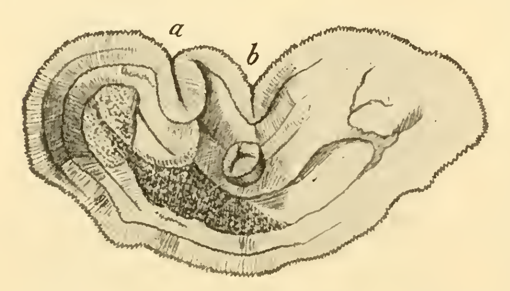


Fig. 358. Herpolitha limax, von oben gesehen, mit einer vom Mauerblatt ausgehenden Einfaltung (bei *a*) und einem anscheinend von der Einfaltung (bei *b*) abgeschnürten Theilstück. (Nach Studer, 1880.)

2. Theilung und Knospung bei Larven.

Von einer Theilung der Jugendformen verschiedener Cölenteraten ist häufig die Rede gewesen, so vermehren sich Jugendzustände von Polypodium durch Längstheilung (vgl. oben p. 503 und Fig. 346). Von der Mundscheibe ausgehende Längstheilungen beobachtete Carlgren

(1902—3, p. 82) bei Embryonen von Cribrina (Bunodes), sowie an den freischwimmenden Planula-Larven anderer Actinien (Sagartia viduata). Ueber Theilungserscheinungen an derartig frühen Entwicklungsstadien besitzen wir ältere Angaben, z. B. die bekannten Beobachtungsn von METSCHNIKOFF an Oceania armata. Bei diesen Hydroidpolypen sind es sogar die Blastulastadien, die sich durch Theilung vermehren, indem sie eine unregelmässige Gestalt annehmen und durch immer tiefer werdende Einschnürungen in Theilstücke zerfallen, welche dann wieder vollständige Blastulae bilden und sich weiter entwickeln.

Dem Verhalten von Oceania in den Endstadien sehr ähnlich ist der von W. BUSCH schon vor langen Jahren an den Wimperlarven von Chrysaora beschriebene Vorgang, indem ebenfalls in Folge einer Einschnürung ein Zerfall der einen Larve in zwei Planulae vor sich geht (Fig. 359 *A*). Insofern aber nach BUSCH's Darstellung dabei erst eine kleine buckelförmige Hervorragung an der Larve auftrat, die sich später vergrösserte und durch deren Ablösung vom Hauptkörper

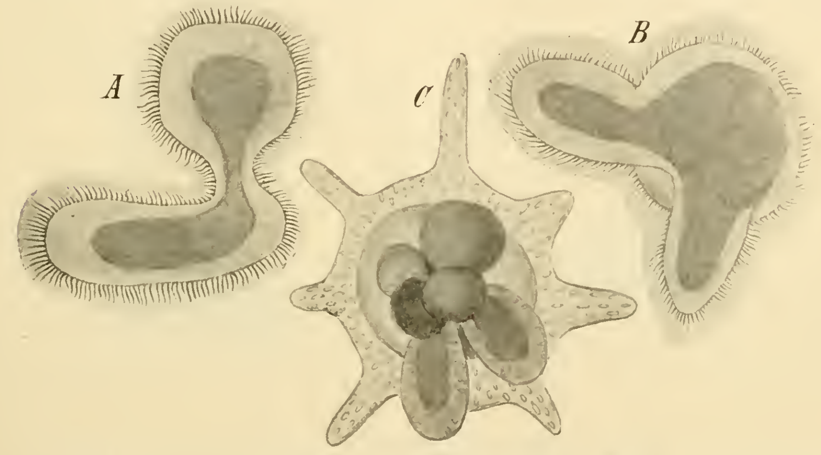


Fig. 359. Chrysaora-Larven im Knospungszustand. *A* und *B* Planula-Larven, *C* der achtarmige Stern mit mehreren Knospen. (Nach W. BUSCH.)

dann die Theilung erfolgte, insofern weiterhin neben dem ersten noch ein zweiter Fortsatz auftreten kann (Fig. 359 *B*), der dieselbe Umwandlung durchmacht, dürfte die ganze Erscheinung mehr den Knospungsvorgängen zuzuzählen sein. Dies ist um so wahrscheinlicher, als von der weiter entwickelten und schon zur jungen Meduse sich umgestaltenden Larve eine grössere Zahl ähnlicher, ebenso einfach gestalteter Knospen hervorgebracht werden kann (Fig. 359 *C*). Andererseits erlangt die „Knospe" an dem noch ebenso wenig wie sie selbst differenzirtem Larvenkörper einen so grossen Umfang, dass sie ungefähr die Hälfte von ihm ausmacht (Fig. 359 *A*) und die Abtrennung sich infolgedessen wie bei Oceania unter der Erscheinung eines Theilungsvorgangs vollzieht.

Mit den an Cölenteratenlarven beobachteten Theilungs- und Knospungsvorgängen zeigt die bei dem „Mesozoon" Trichoplax adhaerens beobachtete Form der Fortpflanzung eine grosse Aehn-

lichkeit. Wenn wir sie aus diesem Grunde hier anreihen, soll die Frage, ob es sich bei Trichoplax wirklich um eine selbständige, den Mesozoen zuzurechnende Thierform oder nur um eine modificirte Medusenlarve handelt, nicht weiter berührt werden. Die letztere, schon früher gehegte Vermuthung ist neuerdings in sehr bestimmter Form geäussert worden (Krumbach 1907), und würde, wenn sie sich als richtig erwiese, jene Uebereinstimmung in der Fortpflanzungsweise noch mehr erklärlich erscheinen lassen.

Anhang.

Trichoplax. Die dreischichtigen scheibenförmigen Platten des Trichoplax, an denen, abgesehen von der Abplattung des Körpers, bestimmte Axenverhältnisse nicht zu unterscheiden sind, lassen nur selten die eigentliche Scheibenform erkennen, sondern ziehen sich gewöhnlich nach verschiedenen Richtungen in unregelmässiger Weise aus (Fig. 360 *A*, *a—f*). Wenn dieses Ausziehen in Form eines langen Bandes geschieht, so kann es zu einer Einschnürung und Durch-

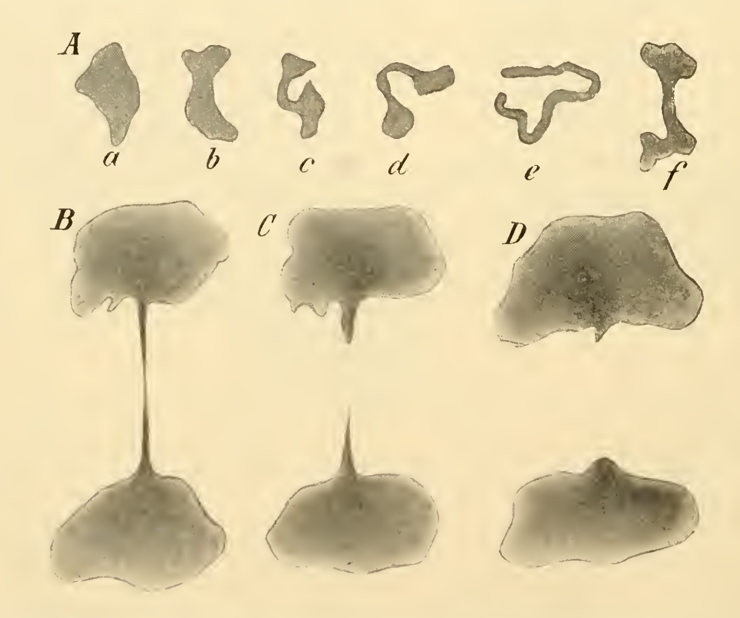


Fig. 360. Trichoplax adhaerens. *A* in verschiedenen Formzuständen (*a—d*), zu einem Band ausgezogen (*e*) und in Vorbereitung zur Theilung (*f*), *B—D* die späteren Stadien des Theilungsvorgangs. (Nach F. E. Schulze, 1902.)

theilung führen, welcher Vorgang ungefähr unter dem Bilde einer Amöbentheilung verläuft und sozusagen als Typus der Architomie erscheint (Fig. 360 *B—D*, F. E. Schulze). Ob dies die einzige Theilungsform des Trichoplax ist oder ob knospenartige und schliesslich nur noch durch einen Stiel mit dem Körper in Verbindung stehende Ausbuchtungen zur Abtrennung kleinerer Theilstücke führen können, wie man fast vermuthen möchte, lässt sich vorläufig nicht sagen (F. E. Schulze, Garbowski, Monticelli, Krumbach).

Der von Monticelli in den Aquarien der Neapeler Zoologischen Station aufgefundene Treptoplax reptens verhält sich hinsichtlich des Verlaufs der Theilung ganz entsprechend wie Trichoplax, mit dem er auch im Uebrigen grosse Uebereinstimmung zeigt. So ist die Vermuthung geäussert worden, wenn Trichoplax die modificirte Larve einer Eleutheria sei, Treptoplax als solche einer anderen Eleutheria-Art zugehören möge.

Orthonectiden. Obwohl in systematischer Hinsicht nicht in diesen Zusammenhang gehörig, sollen hier doch wegen der sonstigen Aehnlichkeit des Vorgangs die an den sogenannten Plasmodien der Orthonectiden sich abspielenden Theilungsvorgänge erwähnt werden. Die vermuthlich aus den zweischichtigen Flimmerlarven hervorgegangenen, nur noch aus einer Plasmamasse mit eingelagerten Kernen bestehenden Plasmodien haben die Fähigkeit, grössere oder kleinere lebensfähige Stücke von sich abzuschnüren, d. h. also sich auf dem Wege der Fragmentation zu vermehren. Da es sich auch hier um Formen handelt, welche auf einer weit niederen Entwicklungsstufe stehen als die ausgebildeten Thiere, so erinnert der Vorgang lebhaft an die oben erwähnte Theilung der Medusenlarven, sowie an das Verhalten des Trichoplax. Auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Orthonectiden wird am Schluss des IX. Capitels noch kurz einzugehen sein.

3. Knospungserscheinungen.

Die zuletzt von einigen Medusenlarven, sowie die vorher von Medusen und besonders von den stockbildenden Anthozoen besprochenen Erscheinungen führen ganz von selbst zu den Knospungsvorgängen hinüber. Von diesen schliessen sich am besten diejenigen hier an, welche ebenfalls an Larven oder doch an sehr einfachen, sozusagen jugendlichen Formen ablaufen und dabei die Bildung recht wenig entwickelter Abkömmlinge zur Folge haben. Derartige Vorgänge finden sich besonders bei den Hydromedusen und ihnen nahestehenden Formen.

A. Knospung an Larven und primitiven Formen, sowie Entstehung larvenähnlicher Zustände durch Knospung.

Hydroidpolypen.

Vor Allem in Betracht kommen zunächst die Fortpflanzungsvorgänge, wie sie bei Haleremita, Gonionema und Microhydra (von Schaudinn, Perkins, Ryder und Potts) beobachtet wurden.

Am Körper von Haleremita bilden sich gleichzeitig mehrere buckelförmige Hervorwölbungen, die sich, ohne die Gestalt des Mutterthiers erlangt zu haben, als Knospen von diesem ablösen (Fig. 361 *A* u. *B*). Mundöffnung und Tentakeln fehlen ihnen; die aus den beiden Blättern gebildete Körperwand umgibt eine allseitig geschlossene Höhle. Schaudinn vergleicht das Ganze einer Planula-Larve, der nur die Wimperung fehlt. Später zieht sich das eine Ende rüsselartig aus und es bildet sich eine Mundöffnung. Jetzt kriechen diese Sacculae, wie Schaudinn sie nannte, lebhaft umher und nehmen Nahrung auf. Sie vermehren sich ebenfalls durch Knospenbildung (Fig. 361 *C*) und die von ihnen erzeugten Fortpflanzungskörper gleichen

denen, aus welchen sie selbst hervorgingen. Erst nach längerer Zeit freien Lebens schreitet die Saccula zur Tentakelbildung, indem ein solcher und später ein zweiter auftritt, bis mit der Festsetzung des Polypen die Vierzahl seiner Tentakeln erreicht wird und die bisherige gestreckte in die endgültige gedrungene Gestalt übergeht (Fig. 361 *B* u. *A*).

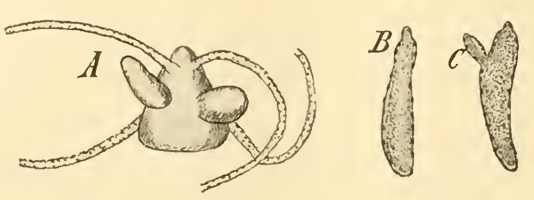


Fig. 361. Haleremita cumulans. *A* der Polyp mit 2 Knospen, *B* „Saccula", *C* Saccula mit einer Knospe. (Nach SCHAUDINN 1894).

Mit dem Fortpflanzungsmodus von Haleremita zeigt derjenige von Gonionema eine gewisse Uebereinstimmung (PERKINS). Aus dem Ei dieses Polypen geht eine Planula-Larve hervor, die sich festsetzt und zu einem einfachen Polypen wird. Dieses mit 4 Tentakeln

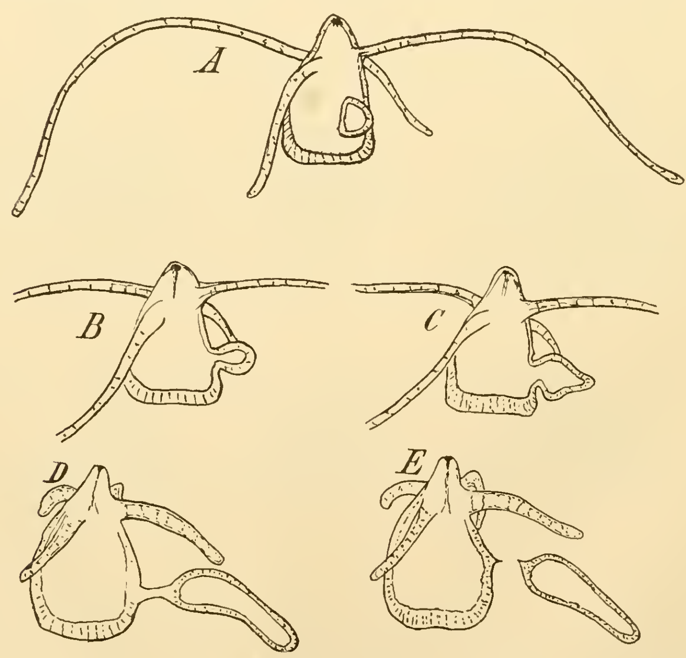


Fig. 362. Gonionema Murbachii. *A* der Polyp mit einer Knospe, *B—E* deren allmähliches Vorbuchten und Ablösen in Form einer Planula. (Nach PERKINS 1902.)

versehene und der Haleremita anscheinend recht ähnliche „Hydrastadium" erzeugt aus seitlichen Vorwölbungen Knospen, die sich an der Basis einschnüren, sich allmählich in die Länge strecken und schliesslich an der Einschnürungsstelle ablösen (Fig. 362 *A—E*). Die ab-

getrennten Knospen sind planulaähnlich, wenn auch wimperlos; sie setzen sich bald fest, erhalten am freien Ende die Mundöffnung und bilden Tentakeln; ihre noch etwas dunkle Beziehung zu den Medusen von Gonionema braucht hier nicht erörtert zu werden.

Auch bei dem Süsswasserpolypen Microhydra Ryderi sollen nach den Beobachtungen von Ryder und Potts (in einer kurzen Mitteilung Goette's über dieselbe, jetzt auch in Deutschland gefundene Art ganz neuerdings bestätigt) durch seitliche Knospung an dem sehr einfach gestalteten, einer Protohydra ganz ähnlichen Polypen, planulaartige Fortpflanzungskörper entstehen, die sich ablösen und sich mit einer Fussscheibe festsetzen, um dadurch einen neuen, ebenso einfachen Polypen zu bilden (Fig. 363 *B—D* Potts, 1906 und 1908, Goette 1909). Ausserdem vermag der Polyp Knospen zu treiben, die an ihm selbst zu seiner eigenen Grösse heranwachsen, um erst dann zur Ablösung zu gelangen (Fig. 363 *A* und *B*). Dies erscheint dann fast wie Theilung und gleicht dem vorher besprochenen Verhalten der Chrysaora-Larven, obwohl es sich um einen Knospungsvorgang handelt. Aehnliche Verhältnisse scheinen die ebenfalls sehr einfach, schlauchförmig gestalteten Polypen aufzuweisen, welche gelegentlich im Süsswasser gefunden und zu Limnocodium in Beziehung gebracht werden (Bourne, Fowler, Parsons); bei ihnen kommen wie bei Microhydra zwei ungefähr gleich grosse, am blinden Ende miteinander verbundene Polypen, aber auch solche aus 3 und 4 Polypen gebildete, ganz kleine Stöckchen vor, die durch Knospung entstanden (Fig. 363 *E—G*). Dass sie sich von einander lösen wie bei Hydra, dürfte anzunehmen sein, und da die Knospen dem Mutterthier an Grösse annähernd gleich sind (Fig. 363 *E*), so vollzieht sich die Trennung schliesslich auch nach Art einer Theilung.

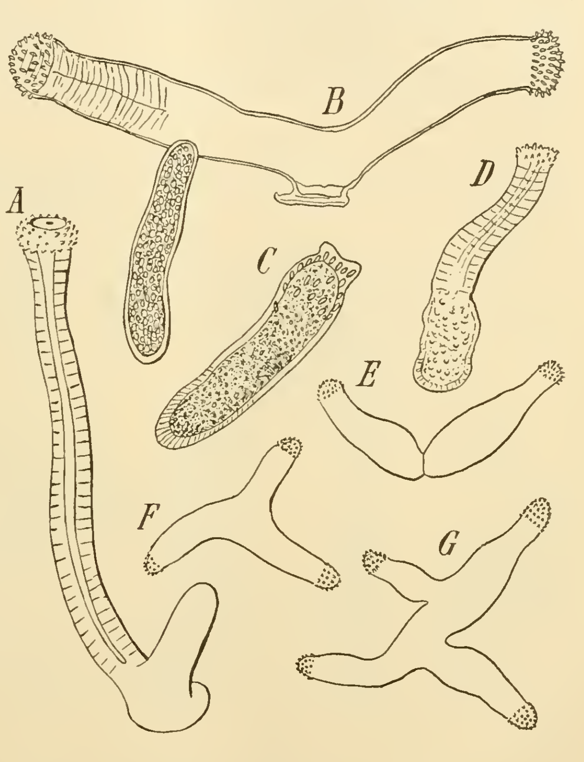


Fig. 363. Mycrohydra Ryderi. *A* Polyp mit Knospe, *B* Doppelpolyp mit planulaartiger Knospe, *C, D* diese letztere frei und nach der Festsetzung im Uebergang zum Polypen, *E—G* das aus 2, 3 und 4 Individuen bestehende Stöckchen des Süsswasserpolypen. (Nach Ryder, Parsons und Potts, 1906.)

Auch bei höher stehenden Hydroidpolypen scheinen Knospen, die sich in einem noch sehr wenig differenzirten Zustand befinden, zur Ablösung vom Stock oder doch zu einer gewissen Selbständigkeit zu gelangen. Letzteres ist nach Hardy (1898) bei Myriothela der Fall, deren rundliche Knospen sich zu einer Zeit von den Weichtheilen des Mutterthiers abtrennen, wenn noch nicht einmal ihre Körperschichten völlig gesondert sind. Allerdings scheinen sie dann mit dem Periderm in Verbindung zu bleiben und sich zu den Polypen zu entwickeln. Bei Moerisia hingegen soll nach Boulengers Beobachtung eine frühzeitige Abtrennung der ebenfalls noch wenig differenzirten Knospen erfolgen, die sich dann wohl nach einiger Zeit zum Polypen entwickeln, denn fast scheint es, als machten sie ein Dauerstadium durch, indem sie eine gallertige Hülle um sich ausscheiden sollen. Der letztere der beiden eigenartigen Hydroidpolypen, Moerisia lyonsi, eine Brackwasserform aus dem Qurunsee der egyptischen Provinz Fayûm, bringt Medusen hervor, während Myriothela phrygia an seinem Stock Gonophoren erzeugt.

Planulaartige Fortpflanzungskörper können auch am Körper der Scyphostomen durch Knospung entstehen und werden bei Behandlung der lateralen Knospung dieser Polypen Erwähnung finden (p. 560).

Einer zu beträchtlicher Grösse herangewachsenen Planula scheint auch der von Ussow genauer beschriebene, in den Sterleteiern schmarotzende Polypodium-Schlauch zu entsprechen, welcher durch Knospung aus sich die zahlreichen Polypen entstehen lässt (Fig. 364 *A—C*), die sich dann von ihm ablösen und die frei lebende, Hydra-ähnliche Form darstellen, deren Längstheilung schon früher (p. 503, Fig. 346) beschrieben wurde.

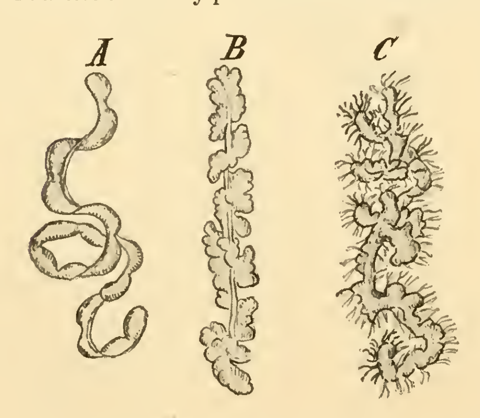


Fig. 364. Polypodium hydriforme. *A* Stolo mit 16 primären Knospen, *B* mit secundären Knospen, *C* mit 32 Knospen, deren Tentakel ausgestülpt sind. (Nach Ussow, 1887.)

Leider konnte die Entwicklungsgeschichte dieses eigenartigen, durch Gestalt und Lebensweise gleich merkwürdigen Thieres noch nicht genügend aufgeklärt werden. Auch die neuesten von Lipin (1909) darüber angestellten Untersuchungen vermochten dies nicht, vermehren aber die sonderbaren Züge des Thieres noch um einen weiteren, indem bei der auch schon von Ussow beobachteten Einstülpung der Knospen ins Schlauchinnere und der diesem Vorgang entsprechenden Art der Tentakelbildung zunächst eine umgekehrte Lagerung der Keimblätter zu Stande kam (Fig. 365 *A—D*). Sie bleibt ziemlich lange erhalten und dürfte durch das Leben in dem, einen vortrefflichen Nährboden darstellenden Eidotter (des Wirthsthiers) bedingt sein; übrigens soll sie nach Lipin auch die Entwicklungsweise der Organe wesentlich beeinflussen. Später erfolgt eine Umstülpung der Keimblätter, wodurch dann die gewöhnliche Lagerung der Keimblätter

hergestellt wird (Fig. 365 *E*). Die Knospen sitzen dann dem Schlauch äusserlich an (Fig. 364 *C*) und ihre Ablösung führt zu der vorher erwähnten freilebenden Form (Fig. 346 *A*, S. 503).

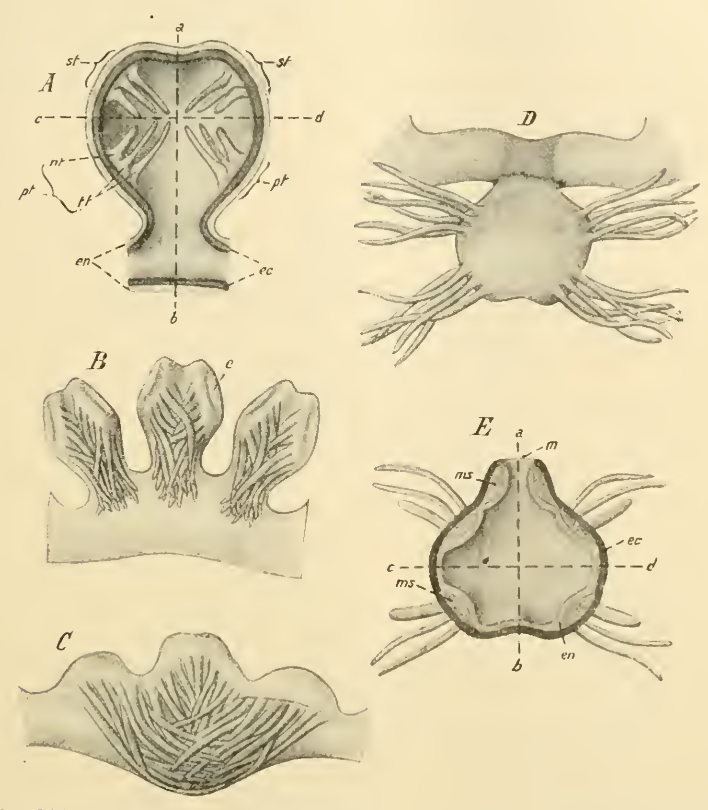


Fig. 365. Polypodium hydriforme. *A* Knospe mit nach innen gerichteten Tentakeln, *B* und *C* Einstülpung dreier neben einander liegender Knospen, *D* eingestülpte Knospe, *E* umgestülpte Knospe mit der normalen Lagerung der Keimblätter. (Nach Lipin, 1909.)

ab Ebene senkrecht zur Längsachse des Stolo, *cd* Ebene zwischen primären und secundären Tentakeln (*pt* u. *st*), *nt* Nesselkapsel-, *tt* tactile Tentakel, *e* Einstülpungsöffnung, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Zwischenschicht, *m* Mundöffnung.

Narcomedusen.

Wie bei Polypodium die Ausgestaltung junger Entwicklungsstadien durch die parasitische Lebensweise beeinflusst und ihr früher, recht eigenartiger Uebergang zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung dadurch hervorgerufen wird, so ist dies in noch weit höherem Masse der Fall bei den Larven mancher Narcomedusen. Während frei lebende Narcomedusen, z. B. die Aeginiden, sich wie die Trachymedusen aus der Planulalarve direct zur Meduse entwickeln können (Spec. Theil dieses Lehrbuchs, p. 32), treten bei den parasitisch lebenden Cuninen, bei Cunina, Cunoctantha, Pegantha insofern ganz andere Verhältnisse ein, als junge, noch auf sehr niedriger Entwicklungsstufe stehende Individuen sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und

andererseits solche in ganz niederem Entwicklungszustand befindliche Individuen durch Knospung hervorgebracht werden.

Frühe, ungefähr bis zum Stadium der Planula entwickelte oder wenig ältere Larven gehen zu einem parasitischen Leben in anderen Medusen über, wo sie besonders im Gastrovascularsystem gefunden werden. Hier entwickeln sie sich weiter und bei Cunoctantha octonaria werden sie (in der Schirmhöhle von Turritopsis) zu einem schlauchförmigen, mit 2 Tentakeln versehenen Wesen (Fig. 366 *A*),

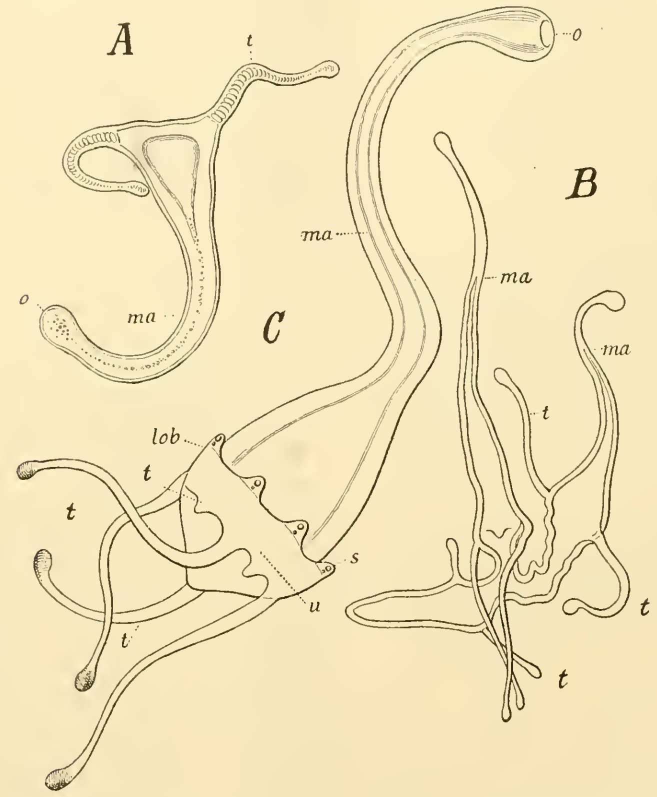


Fig. 366. Knospenbildung an der Larve von Cunoctantha octonaria. *A* Junge Larve, *B* mit 2 Knospen am „Stolo", *C* ältere, in der Umwandlung zur Meduse befindliche Larve. (Nach Mc Crady, aus Chun, Coelenteraten, Bronns Classen u. Ordnungen.) *lob* Lappen des Schirmrandes, *ma* Manubrium, *o* Mundöffnung, *s* Schirmrand mit Lappen, *t* Tentakel, *u* Schirm (Umbrella).

welches an dem von den Tentakeln abgewendeten Ende eine Mundöffnung erhält. Zwei weitere Tentakel kommen hinzu, das aborale Ende verbreitert sich und wird medusenförmig (Fig. 366 *C*). Ehe jedoch die Umbildung zur Meduse eintritt, also sozusagen im Polypenstadium, kann der aborale Theil weiter auswachsen und einige Knospen treiben, was man als Bildung eines Stolo prolifer bezeichnet hat (Fig. 366 *B*). Die Knospen lösen sich ab und machen ebenfalls die schon gekennzeichnete Metamorphose durch (Fig. 366). Hier bringt also die Medusenlarve ihr ungefähr gleiche polypoide Larvenformen hervor, die sich dann wie das Mutterthier selbst zu Medusen meta-

morphosiren (Mc Crady, W. K. Brooks, H. V. Wilson). Aehnlich scheint sich der Parasit zu verhalten, welchen Metschnikoff (1886) in der Glockenhöhle von Rhopalonema velatum auffand; er war mit 3 Tentakeln sowie 6 auf verschiedenen Entwicklungsstadien stehenden Medusenknospen versehen, die denen der Cunoctantha octonaria offenbar glichen und auch das lange, für die Cuninen noch zu erwähnende Manubrium besassen.

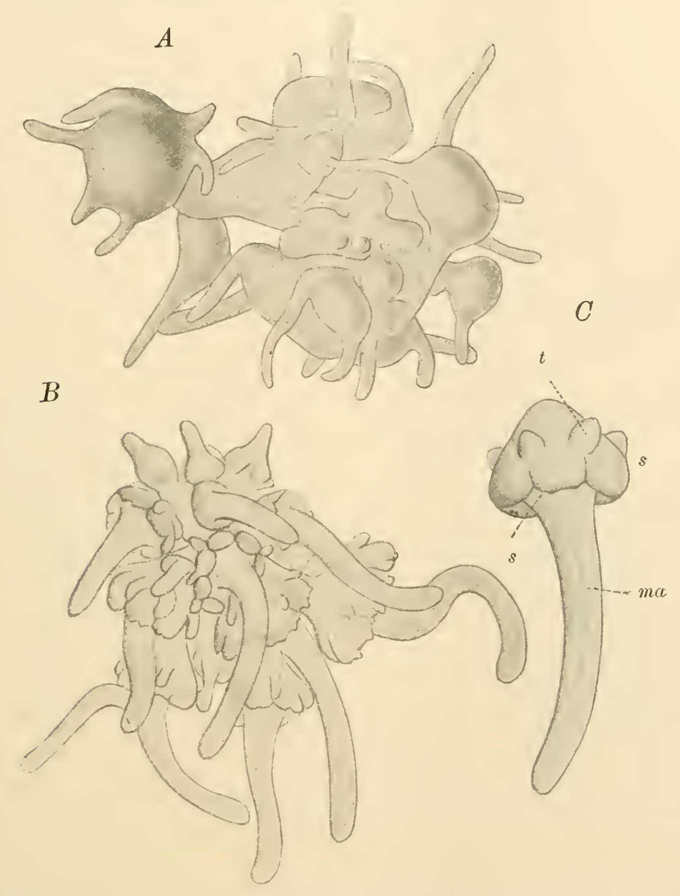


Fig. 367. *A* Cuninenstolo unbekannter Herkunft aus der Magenhöhle von Solmundella bitentaculata, *B* von Cunina peregrina, *C* junge, erst kurz vorher abgelöste Meduse der letzteren Cunina. (Nach Bigelow, 1909.)
ma Manubrium, *s* Schirmrand mit Lappen, *t* Tentakel.

In den besprochenen Fällen ist der „Stolo" nicht umfangreich und es sind nur wenige Knospen, die an ihm entstehen und sich früh vom Mutterthier loslösen, das dann selbst noch einer weiteren Entwicklung fähig ist. Bei anderen Narcomedusen dagegen kann der Larvenkörper zu einem umfangreichen, sich gabelnden Schlauch auswachsen, der mit zahlreichen Medusenknospen dicht besetzt ist, so dass es zur Bildung der Knospenähren oder Knospentrauben der Cuninen kommt, wie sie sich in der Magenhöhle anderer Medusen

finden, z. B. Cunina parasitica in Geryonia (Carmarina) hastata. Auf die besondere Art der Medusenknospung an diesem Stolo werden wir noch zurückzukommen haben (Fig. 393, p. 551); hier sei nur erwähnt, dass bei den knospenden Medusen das Manubrium sehr umfangreich ist und der Bildung von Schirm und Tentakeln weit vorauseilt, welches Verhalten sowohl den jungen Medusen wie dem proliferirenden Stolo ein recht eigenartiges Aussehen verleiht (Fig. 366 u. 367). Wenn die Medusen die nötige Ausbildung erlangt haben, lösen sie sich vom Stolo ab und dürften dann zu freiem Leben wie zur Geschlechtsreife gelangen, so dass also wie bei den Hydroidpolypen ein Generationswechsel vorläge. Es ist anzunehmen, dass aus ihren Eiern Planulalarven hervorgehen, welche in den Körper anderer Medusen einwandern, um hier zu dem knospenden Stolo auszuwachsen (F. E. Schulze, O. Maas, vgl. hierzu weiter unten p. 525).

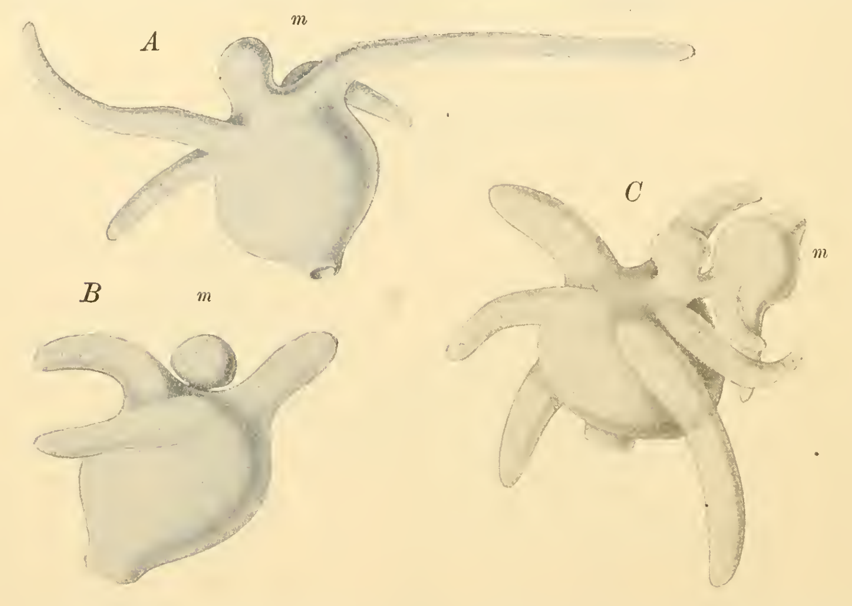


Fig. 368. Knospende Larven von Pegantha smaragdina aus dem peripheren Canalsystem der mütterlichen Meduse. *A* und *B* mit einer, *C* mit zwei Knospen (*m*). (Nach H. B. Bigelow, 1909.)

Der „Stolo“ würde bei dieser Auffassung dem Hydroidenstock entsprechen, obgleich er in Wirklichkeit dessen Natur nicht besass, sondern wohl früher selbst Medusencharacter hatte. In dieser Beziehung lässt sich die vorerwähnte Cunoctantha im einen wie im anderen Sinne verwerthen. Wie aus einer Planulalarve könnte der Stolo auch aus einer jungen Meduse hervorgegangen sein, für die es dann zweifelhaft wäre, auf welchem Wege sie entstanden ist und die nicht einmal in das Wirtsthier von aussen eingewandert zu sein braucht. Sicher ist jedenfalls die am Stolo stattfindende ungeschlechtliche Vermehrung, während die geschlechtliche Fortpflanzung der Medusen, sowie besonders das Zustandekommen des Stolo noch weiterer Feststellung bedarf. In dieser Beziehung muss auf das weiter unten (p. 525) für Cunina proboscidea Mitgetheilte verwiesen werden.

Die Fortpflanzung ist bei den Cuninen eine recht verschiedenartige, denn ausser der fortgesetzten Knospung am „Stolo" zur Bildung der individuenreichen Knospentrauben oder derjenigen an einer Larve, die sich dann selbst zur Meduse entwickelt, kann bei Cunina rubiginosa am aboralen Pol der Cunanthiden ähnlichen Larve ein ebenso gestaltetes Individuum hervorgebracht werden (Metschnikoff, 1874, 1886). Durch Knospung vom aboralen Pol aus entstehen nach der neuerdings durch Bigelow (1909) gegebenen Darstellung auch bei den polypoiden Larven der Pegantha smaragdina eine oder zwei Knospen, die bald Tentakeln entwickeln und den Individuen, von denen sie ausgingen, recht ähnlich sind (Fig. 368 *A*—*C*). Ferner findet bei Cunoctantha Fowleri an den Magentaschen eine Knospung von Medusen statt, welche anscheinend mit den bei anderen Medusen beobachteten, noch zu erwähnenden Knospungsvorgängen vergleichbar ist (Browne und Fowler, 1906). Dem gegenüber stehen die höchst eigenthümlichen und schwer zu deutenden Erscheinungen, welche als „innere Knospung", Sporogonie oder parthenogenetische Entwicklung beschrieben wurden. Nachdem sich Metschnikoff (1886) eingehend mit diesen Fortpflanzungsvorgängen bei verschiedenen Cuninen (C. proboscidea, rubiginosa, Köllikeri und parasitica[1]) beschäftigt hatte, sind sie neuerdings abermals Gegenstand genauer Untersuchung durch J. Stschelkanowzew (1906 bei C. proboscidea) und Bigelow (1909 bei C. peregrina, Pegantha laevis und P. smaragdina) geworden; frühe Stadien der Cunina parasitica wurden auch von Woltereck (1905) beschrieben.

Die schon von früheren Autoren (Kölliker, Gegenbaur, Keferstein und Ehlers, F. Müller, Haeckel u. A.) beobachtete Erscheinung, dass im Gastrovascularsystem der Cuninen wieder Cuninen in verschiedenen Entwicklungszuständen gefunden werden, führte zu der Vermuthung, dass diese Medusen hier durch „innere Knospung" entstanden seien.

Die nahe liegende, wenn auch theoretisch nicht recht wahrscheinliche Annahme findet ganz neuerdings wieder einen Vertreter in Bigelow (1909), der bei verschiedenen Narcomedusen (Cunina peregrina, Pegantha laevis) eine innere Knospung beschreibt. Sie soll nach seiner Darstellung aus einer Wucherung des entodermalen Epithels der Magenhöhle (bei Cunina) oder des Kanalsystems (bei Pegantha) bestehen, so dass also allein das Entoderm bei der Bildung des neuen Individuums betheiligt wäre. Knopfförmige Verdickungen entständen an der Wand des Magens oder Ringkanals, die sich als rundliche, Morulaähnliche Körper ablösen (Fig. 369 *A* u. *B*), um in die Gastralhöhle zu fallen und sich hier weiter zu entwickeln. Noch während der Knospung kann sich eine neue Knospe von den älteren abschnüren (Fig. 370 *A*), welches Verhalten an die embryonale Knospung der Bryozoen erinnert. Derartige Knospen sollen in grösserer Menge auftreten und es wird häufig eine ganze Anzahl neben einander gefunden (Fig. 370 *B*). Die Richtigkeit dieser Darstellung vorausgesetzt, würde also in diesem Falle die

1) Bezüglich der Benennung der hier angeführten Narcomedusen bedienen wir uns der von den betr. Autoren gebrauchten Bezeichnungen, da es an dieser Stelle ausgeschlossen sein würde, die unter den Autoren herrschenden Meinungsverschiedenheiten aufzuklären. Im Uebrigen darf auf die neueren Publicationen von O. Maas, Stschelkanowzew, Bigelow und Vanhöffen verwiesen werden.

Knospe ausschliesslich vom inneren Blatt geliefert, wie sie in einem anderen Falle (bei den Margeliden, vgl. unten p. 554) allein vom äusseren Blatt herkommen soll.

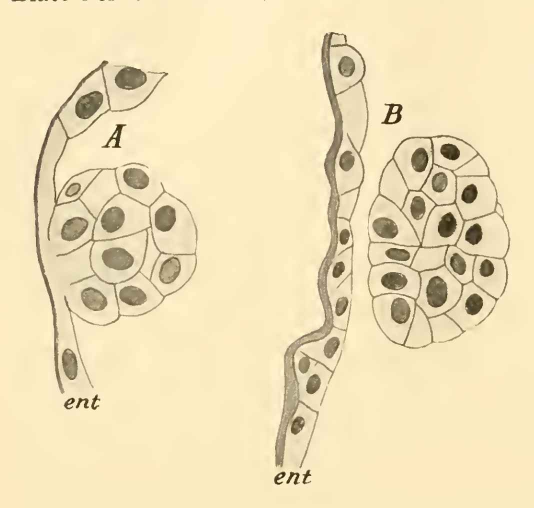


Fig. 369. Jugendstadien polypoider Larven, sogenannte innere Knospen. *A* und *B* von Pegantha laevis, am Entoderm (*ent*) festsitzend und abgelöst. (Nach Bigelow, 1909.)

Bigelow vertritt die Auffassung von der inneren Knospung und sucht sie durch Abbildungen zu belegen, obwohl er selbst für die Entstehung der im Gastralraume lebenden Medusen bei einer anderen Narcomeduse (Pegantha smaragdina) diejenige Entwicklungsweise beschreibt, wie sie, freilich auf Grund eines etwas andersartigen Ausgangspunktes, von Metschnikoff (1886) und dann von Stschelkanowzew (1906) angegeben wurde. Dieser Entwicklungsweise entsprechend, ist bei den vermeintlichen inneren Knospen an Planula-ähnliche Stadien zu denken, die sich an das Entoderm anhefteten.

Was sich den älteren Autoren als innere Knospung darstellte, erklärte Metschnikoff dadurch, dass bei Cunina proboscidea

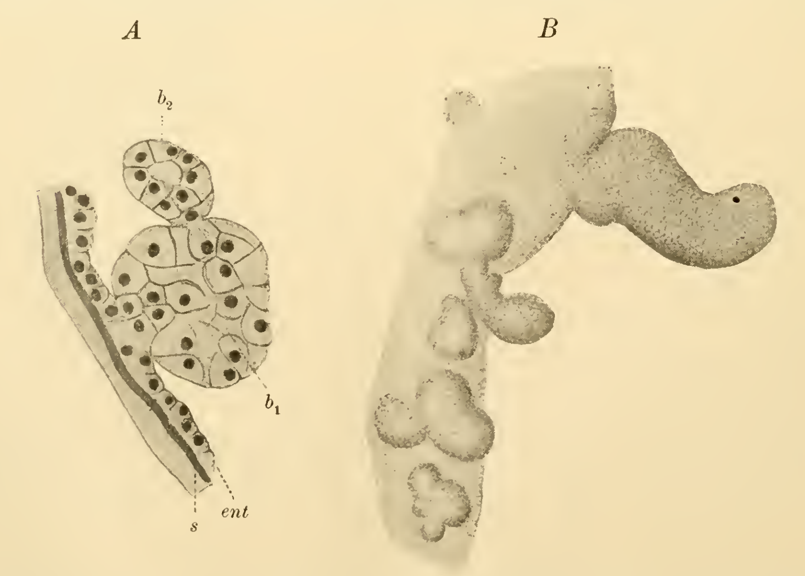


Fig. 370. Innere Knospenbildung am Entoderm (*ent*) von Cunina peregrina, *A* mit einer zweiten (b_2) an der ersten Knospe (b_1), *s* Stützlamelle, *B* Oberflächenansicht des betreffenden Entodermtheils. (Nach Bigelow, 1909.)

und den anderen, oben genannten Cuninen in den Gonaden besondere Zellen, seine „Sporen“, vorkommen, die amöboid, beweglich und daher zur Auswanderung befähigt sind, wie dies auch von den Keimzellen anderer Hydromedusen bekannt ist (vgl. p. 542 u. 548, sowie Allg. Theil I, p. 296). Sie dringen in das Entoderm des Magens und Ringkanals, wie auch in die Schirmgallerte ein. Zwei der Zellen vereinigen sich, und während die eine sich theilt und ihre Embryonalentwicklung durchmacht, bleibt die andere, ganz bedeutend heranwachsende Zelle amöboid, indem sie wohl zur weiteren Fortbewegung, wie zum Schutze, zur Ernährung und schliesslich auch zum Festheften des Embryos dient, denn dieser ist unterdessen in die Gastralhöhle der Mutter gelangt und wird durch die ihm beigegebene grosse Zelle an der entodermalen Wand fixirt (Metschnikoff, Stschelkanowzew, Woltereck, Bigelow). Später werden die Embryonen von der Wand frei und entwickeln sich zu kleinen Medusen. Diese können sich zunächst noch durch eine am aboralen Pol stattfindende Knospenbildung fortpflanzen, wie dies bereits von den auf entsprechende Weise erzeugten polypoiden Stadien der Pegantha smaragdina nach Bigelow's Beschreibung angegeben wurde (Fig. 368).

Die Zellen, aus denen sich die jungen Medusen entwickeln, stammen aus den Gonaden und sind somit als Keimzellen anzusehen, wie dies auch bei unserer früheren Besprechung dieses Verhaltens geschah (Spec. Theil, p. 33). Demnach würde diese Fortpflanzungsart der Medusen gar nicht zur Besprechung der ungeschlechtlichen Vermehrung gehören, wenn sie nicht in diesem Zusammenhang erwünscht gewesen wäre und wenn nicht andere Auffassungen dafür geltend gemacht würden, wie dies auch aus den neueren Bearbeitungen von Stschelkanowzew und Bigelow hervorgeht. Der erstgenannte Autor legt ein besonderes Gewicht darauf, dass die Zellen, aus denen sich die Embryonen entwickeln, Eizellen sind, deren Reifung, Befruchtung und Furchung er verfolgen konnte. Bigelow schliesst sich dieser Auffassung an, und nach seiner Darstellung führt die Entwicklung dieser Embryonen zur Bildung der im Gastralraum der mütterlichen Meduse (Pegantha smaragdina) enthaltenen Larven, welche zunächst polypoide Form annehmen und sich in diesem Zustand durch Knospung vermehren, wie schon vorher besprochen wurde (Fig. 368), worauf dann die Metamorphose zur Meduse eintritt. Ob die durch den Knospungsact entstandenen Medusen sich so verhalten wie diejenigen, aus denen sie hervorgingen, erscheint zweifelhaft, darf aber wohl vorläufig angenommen werden.

Nach den Beobachtungen und den aus ihnen gezogenen Schlussfolgerungen von Stschelkanowzew machen die im Innern des Mutterthieres enthaltenen Medusen eine rückläufige Entwicklung durch, welche dazu führt, dass sie schliesslich nur noch Säcke für die in ihnen erzeugten Geschlechtsproducte darstellen. Von diesen möchte Stschelkanowzew annehmen, dass die Geryonia (als Wirtsthier der Cunina) sich beim Fressen damit inficirt; aus den Eiern geht dann in ihr die Planulalarve hervor. Letztere heftet sich an die Magenwand an, um hier zu dem vorerwähnten „Stolo“ auszuwachsen, der „Knospentraube“ der Cuninen, von welcher sich später die Medusen ablösen. Diese sind es, welche die Eier erzeugen, die sich in ihrem eigenen Magenraum zu den vorerwähnten, von ihrem Mutterthier abweichend gestalteten Medusen entwickeln.

Wenn sich dies in der angegebenen Weise verhält, würden also von einer Geschlechtsgeneration Larven hervorgebracht werden, die sich durch

Knospung vermehren (METSCHNIKOFF, BIGELOW), sich dann aber zu geschlechtsreifen Medusen umwandeln (METSCHNIKOFF, STSCHELKANOWZEW). Letztere bringen ihrerseits auf geschlechtlichem Wege Larven hervor, die nun zum Stolo auswachsend die Medusen der ersten Geschlechtsgeneration durch Knospung aus sich entstehen lassen. Der Lebenscyclus der Art würde sich demnach aus zwei Geschlechtsgenerationen und einer ungeschlechtlichen Generation zusammensetzen, wobei sich aber noch die Vermehrung durch Knospung bei der Larvenform der ersten Geschlechtsgeneration einschiebt.

Wie man sieht, liegen die Verhältnisse bei den parasitirenden Cuninen ungemein complicirt, und sie werden es anscheinend dadurch noch mehr, dass im Magen eines und desselben Wirtsthiers gleichzeitig verschiedenartige Cunina-Medusen auftreten können, sei es nun, dass es sich dabei nur um die von den Knospentrauben abgelösten oder um die aus dem Innern der Cuninen ausgetretenen Medusen, vielleicht aber ausserdem um verschiedene zu gleicher Zeit vorkommende Species handelt (METSCHNIKOFF, MAAS, STSCHELKANOWZEW und frühere Autoren). Abgesehen von diesem dunklen Punkt harrt in der zwar viel bearbeiteten, aber durch die eigenartige Lebensweise der Cuninen ungemein schwierig festzustellenden Fortpflanzungs- und Entwicklungsgeschichte dieser Medusen noch eine Reihe wichtiger und interessanter Fragen ihrer Lösung.

Siphonophoren.

An den Flimmerlarven der Siphonophoren tritt schon bald jene Sonderung ihrer Körperpartien auf, welche zur Anlage der als Einzelindividuen betrachteten Bestandtheile des Siphonophorenstockes führt. Nur an wenigen Beispielen sei dies hier kurz erläutert.

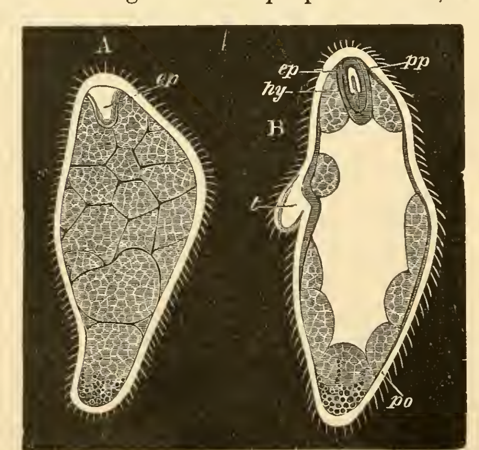


Fig. 371. Flimmerlarven von Cupulita (Halistemma) picta mit Anlage des Pneumatophors (*ep*, *pp*), Tentakel (*t*) und Nährpolyp (*po*), *hy* Hypoblast (Entoderm) mit centraler Höhle. (Nach METSCHNIKOFF, 1874.)

An der Planula von Halistemma zeigt sich am aboralen Pol eine ectodermale Verdickung und Einsenkung, die dem frühen Entwicklungsstadium einer Meduse sehr ähnlich ist und die Anlage des Pneumatophors darstellt (Fig. 371 *A*). Seitlich tritt wenig später eine andere Ectodermverdickung auf, die sich knospenartig erhebt und von einer Ausstülpung des unterdessen zur Ausbildung gelangten Entodermsackes begleitet ist, die Anlage des ersten Tentakels (Fig. 371 *B*, Fig. 372 *A* u. *B*). Der übrige (orale) Theil des Körpers, an dessen Spitze die Mundöffnung angelegt wird, entspricht dem ersten Nährpolypen (Fig. 371—373). Letztere, wie der Tentakel und Pneuma-

tophor, erfahren eine weitere Ausbildung und neue Anlagen kommen hinzu (Fig. 372 *C* u. 373.)

Der Pneumatophoriden-(Physophoriden-)Larve sei noch eine solche der Calycophoriden gegenüber gestellt, da bei ihr die zuerst sich geltend machenden Anlagen anderer Art sind. Auch bei ihr tritt als Ectodermverdickung, jedoch an der einen Seite gelegen, zuerst eine medusoide Anlage, und zwar diejenige der ersten Schwimmglocke auf (Fig. 374), darunter der erste Tentakel oder Fangfaden. Der noch weiter abgewendete Theil des Larvenkörpers liefert den ersten Nährpolypen und an seiner Spitze entsteht die Mundöffnung (Fig. 374 u. 375).

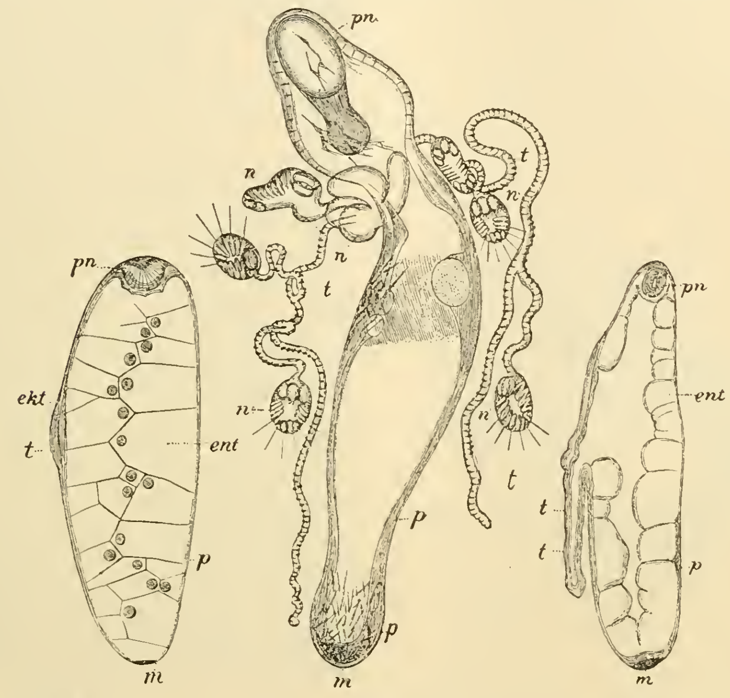


Fig. 372. Larven von Cupulita (Halistemma) picta. *A* Planula mit Pneumatophor (*pn*) und Tentakel (*t*), *p* der zum Nährpolypen werdende Theil, *B* späteres Stadium, *C* weiter ausgebildete Larve mit 2 Tentakeln (*t*) und den larvalen eichelförmigen Nesselknöpfen (*n*). (Nach Chun, 1897.)
ekt Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* Mundöffnung.

Indem sich die Schwimmglocke beträchtlich vergrössert und der Nährpolyp mehr zur Sonderung gelangt, wächst der zwischen Schwimmglocke und Polyp gelegene Körpertheil weiter aus, wodurch er allmählich zu dem später so umfangreichen, contractilen Stamm der Siphonophore wird (Fig. 375 u. 376), wie das in ganz ähnlicher Weise auch bei den Pneumatophoriden der Fall ist (Fig. 372 u. 373).

Der Stamm erweist sich gleichzeitig als Stolo, denn schon bald treten an ihm die Knospen neuer Individuen auf, zuerst die einer zweiten Schwimmglocke (Fig. 375 u. 376), dann solche weiterer Polypen, sowie von Gonophoren, Deckstücken u. s. f. (Fig. 376 u. 377). Indem sich die vorhandenen Theile vergrössern und immer neue hervorknospen, kommt es zur Ausbildung des vielgestaltigen, individuen-

reichen Siphonophorenstockes (Fig. 377), auf dessen Morphologie hier nicht eingegangen werden kann und bezüglich dessen nur bemerkt werden soll, dass man geneigt ist, seine eigenartige Ausbildung auf einen durch Arbeitstheilung hervorgerufenen Polymorphismus zurückzuführen. Der Siphonophorenstock erscheint dann als Colonie von Individuen (Nährpolypen, Tastern, Schwimmglocken, Gonophoren u. s. f. Fig. 377), welche auf die beiden Grundformen des Hydroidenstockes, Polyp und Meduse, zurückgeführt und durch deren Modification erklärt werden (vgl. hierzu p. 537 und 540 ff.). Inwiefern die einzelnen Anhänge des Siphonophorenstockes als wirkliche, wenn auch modificirte Individuen oder nur als specialisirte Theile von solchen anzusehen sind, kann hier nicht untersucht werden. Im ersteren Falle (bei Nährpolypen, Tastern, Medusen) hat man von „Personzoiden", im letzteren Falle (so bei Deckstücken, Senkfäden und anderen Theilen) nur von „Organzoiden" gesprochen (Woltereck, 1905).

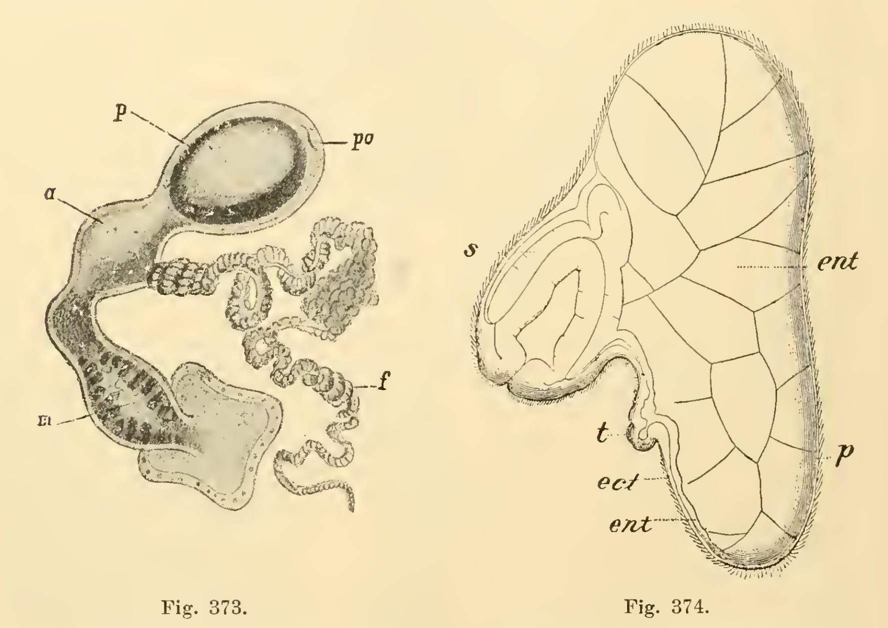


Fig. 373. Fig. 374.

Fig. 373. Physaliden-Larve (Alophota Giltschiana). (Nach Haeckel, 1888.) *a* Stamm, *f* Fangfaden, *m* Magenschlauch (Nährpolyp), *p* Pneumatophor mit apikalem Stigma (*po*).

Fig. 374. Larve von Muggiaea Kochii mit der primären Schwimmglocke (*s*), Tentakel (*t*) und Nährpolypanlage (*p*), *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm. (Nach Chun, 1897).

Sucht man nach Analogien zu der in Entwicklung begriffenen Siphonophorenlarve, so wird sich nicht leugnen lassen, dass in der That eine grosse Aehnlichkeit mit den knospenden Larven der Narcomedusen vorhanden ist, wie dies in neuerer Zeit besonders entschieden von Woltereck betont wurde. Am aboralen Ende des aus der Flimmerlarve hervorgegangenen Primärindividuums knospt bei der Cuninenlarve eine Meduse hervor, dem Pneumatophor, vielleicht auch der ersten Schwimmglocke bei den Physophoriden und Calycophoriden vergleichbar, unter der Voraussetzung, dass die Orientirung der betreffenden Individuen gegen einander

die entsprechende ist, wie es der Fall zu sein scheint. Zwischen den beiden ersten Individuen kommt es bei den Siphonophoren zur Ausbildung eines Stolo, und das gleiche kann auch bei den Narcomedusen der Fall sein (Fig. 366—368). An ihm sprossen dann die weiteren Individuen hervor.

So führen die neueren Anschauungen, wenn auch auf anderem Wege, doch wieder zurück zu dem alten Widerstreit, ob die frei schwimmende

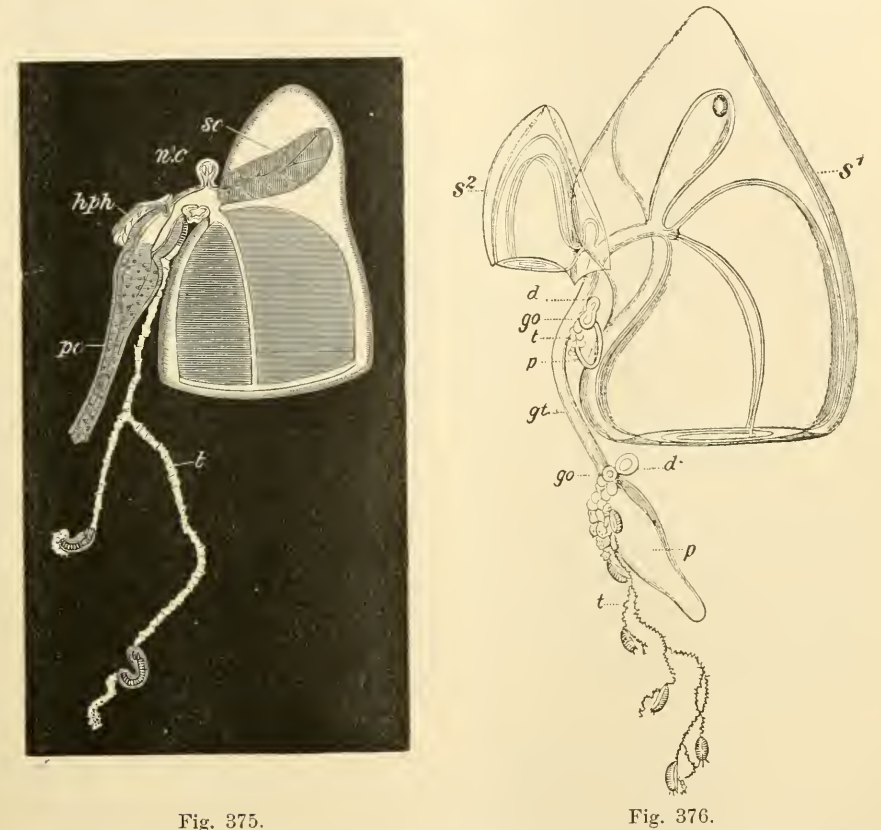


Fig. 375. Fig. 376.

Fig. 375. Larve von Epibulia aurantiaca. (Nach METSCHNIKOFF, 1874.) *hph* Deckstück, *nc* 2. Schwimmglockenknospe, *po* Magenschlauch (Nährpolyp), *so* Saftbehälter, *t* Tentakel.

Fig. 376. Aeltere Larve bezw. jüngeres Stöckchen von Muggiaea Kochii mit der 1. und 2. Schwimmglocke (s^1 und s^2), Tentakel (*t*), Nährpolypen (*p*), Stamm (*gt*) und Anlagen von Deckstücken (*d*), Gonophoren (*go*), Polypen (*p*). (Nach CHUN 1897.)

Meduse oder der für gewöhnlich festsitzende Polypenstock den Ausgangspunkt für das Zustandekommen des frei flottirenden Siphonophorenstocks gebildet haben könne. Die von anderer Seite (GOETTE, 1907) verneinte Frage, ob die Narcomedusen für eine solche Ableitung überhaupt geeignet erscheinen, wie auch ihre eigenen, dabei besonders in Betracht kommenden Beziehungen zu den Hydropolypen (WOLTERECK) können hier nicht weiter discutirt werden. Im Ganzen muss man sich auch nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse entschieden dahin aus-

sprechen, dass die Herleitung des polymorphen Siphonophorenstocks von einer Hydroidencolonie schon deshalb die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat, weil dann eben zur Erklärung der vielgestaltigen Individuen zwei Möglichkeiten, nämlich die beiden Grundformen Polyp und Meduse, zur Verfügung stehen, was bei den knospenden Medusen, wie wir wohl auch heute noch annehmen müssen, nicht der Fall ist. Außerdem wird die Schwierigkeit einer Herleitung der freischwimmenden Siphonophoren von den festsitzenden Hydroidenstöckchen durch das Vorhandensein pelagischer Hydroiden und Hydroidcolonien verringert, worauf bereits von Chun (1897) und Goette (1907) hingewiesen wurde.

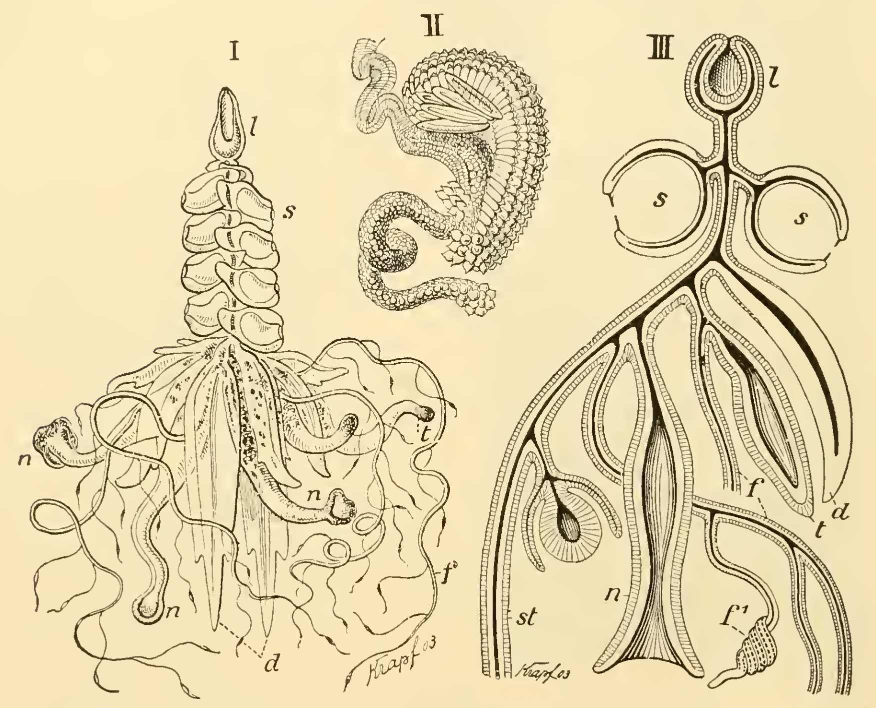


Fig. 377. *I* Nectalia loligo, *II* Nesselknopf von Sphenoides obeliscus (nach Haeckel), *III* Schema des oberen Stammendes einer Physophoride. (Aus R. Hertwig's Lehrbuch der Zoologie, 1907.)

d Deckstücke, *f* Fangfaden mit Nesselknöpfen (f^1), *l* Luftflasche (Pneumatophor), *n* Nährpolyp, *s* Schwimmglocke, *st* Stamm, *t* Taster, im Schema links vom Nährpolyp ein Gonophor.

Es kommen hierbei besonders zwei höchst eigenartige Hydroiden in Betracht, nämlich die schon von Mc Crady (1857) beschriebene, aus Planulalarven am Manubrium der Meduse sich entwickelnde Margelopsis Haeckeli, die später von C. Hartlaub (1899) in der Nordsee wieder aufgefunden wurde. Der noch am Manubrium festsitzende, dort aus der Planula hervorgegangene junge Polyp zeigt etwa die Gestalt einer Actinula, erlangt aber bald noch einen Tentakelkranz, so dass ein solcher die Mundöffnung und ein zweiter den aboralen Pol umgiebt (Fig 378). Der aborale Pol ist durch den Besitz einer napfartigen Einsenkung ausgezeichnet, bei welcher der auch von Hartlaub gezogene Vergleich mit

der Pneumatophoren-Anlage der Physophoridenlarven in der That nahe liegt. Der vom Manubrium der mütterlichen Meduse abgelöste Polyp bringt während seines freischwimmenden Lebens eine grössere Zahl von Medusenknospen hervor, die unter dem aboralen Tentakelkranz liegen (Fig. 378). Sie werden später zu den Margelopsis-Medusen, aus deren Eiern und Planulae das „Actinulastadium“ der Polypen hervorgeht.

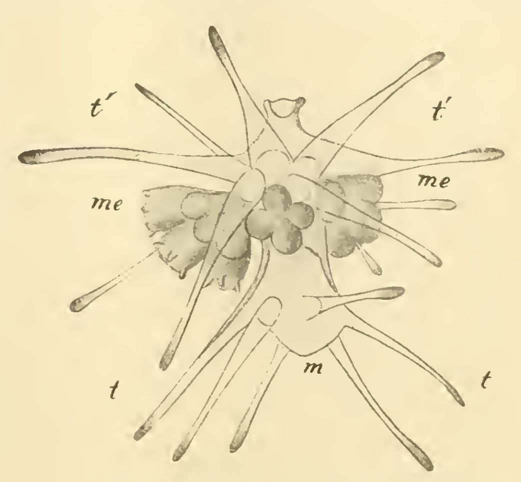


Fig. 378. Der freischwimmende Polyp von Margelopsis Haeckeli, mit dem oralen Pol nach unten gerichtet. (Nach C. Hartlaub, 1899.) *m* Mundöffnung, *me* Medusen, *t* orale, *t'* aborale Tentakel.

Recht abweichend von Margelopsis verhält sich die ebenfalls pelagische, vor nicht langer Zeit durch A. Dendy (1903) an der Ostküste von Neuseeland aufgefundene Pelagohydra mirabilis, indem sie in Form einer umfangreichen Auftreibung des Körpers eine Art von Schwimmvorrichtung bildet (Fig. 379 *A*). Dieses von gastralen Hohlräumen durchsetzte und unter Betheiligung der Zwischenschicht zu Stande gekommene Floss, wie Dendy es nennt, entspricht dem aboralen Körpertheil, und von ihm hängt der Polyp ähnlich wie ein Centralpolyp herab, obwohl allerdings nur er allein vorhanden ist (Fig. 379 *A*). Das Floss trägt zahlreiche Tentakel, durch welche der Vergleich mit dem aboralen Tentakelkranz von Margelopsis herausgefordert wird; es ist mit vielen Medusenknospen besetzt, die sich zu craspedoten Medusen entwickeln (Fig. 379 *B*) und später zur

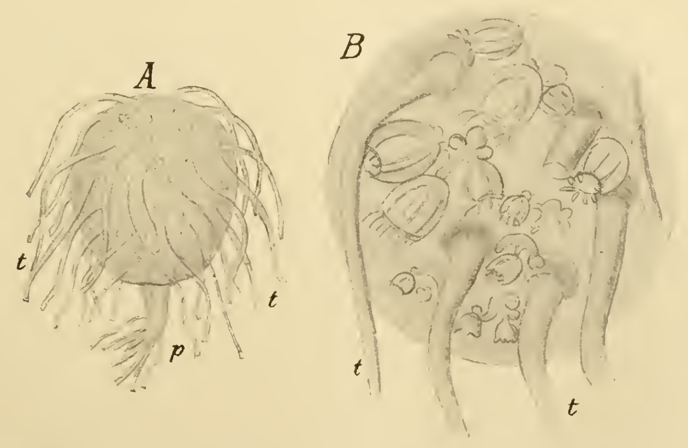


Fig. 379. *A* Pelagohydra mirabilis, oben das Floss, unten der Polyp (*p*), an ersterem Tentakel und Medusenknospen, *B* ein Stück des Flosses mit Tentakeln (*t*) und Medusenknospen, bezw. schon ausgebildeten Medusen. (Nach A. Dendy, 1903.)

Ablösung kommen. Systematisch scheint die Pelagohydra der Hydroidengattung Corymorpha nahe zu stehen (Dendy).

In beiden Fällen handelt es sich um echte Hydroiden, die zu frei schwimmendem Leben gelangten und von denen der eine (Pelagohydra) sogar in dem „Floss“ eine dafür besonders geeignete Vorrichtung zur Ausbildung brachte. Polypen und Medusen sind an den beiden frei schwimmenden Thieren vorhanden, und es wird sich nicht viel dagegen einwenden lassen, wenn man sich den Siphonophorenstock unter weiter gehender Production von Individuen und fortschreitender Arbeitstheilung auf ähnliche Weise entstanden denkt.

Entwicklung, Knospung und Polymorphismus des Siphonophorenstockes wurden hier nur so weit herangezogen, als es für die von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu gebenden Darstellung nothwendig erschien. Die letztere fällt bei den Siphonophoren zum Theil mit ihrer Entwicklung zusammen und musste in Folge dessen im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs bereits ausführlicher behandelt werden (p. 34 ff.). Es darf daher auf jene frühere Darstellung, wie auf diejenige von Chun (Bronn's Classen u. Ordn., sowie 1907) und auf die neueren Bearbeitungen der Siphonophoren-Entwicklung durch Woltereck (1904/05) verwiesen werden. Die Entwicklung der knospenden Individuen, besonders der Medusen bezw. Gonophoren, hat ausserdem durch W. Richter (1907) eine eingehende Behandlung erfahren, welche mit der von Goette für die Medusenentwicklung vertretenen und noch näher zu besprechenden Auffassung übereinstimmt (vgl. unten p. 543). Mit der Entwicklung der Gonophoren und der Herkunft der Keimzellen hat sich auch Steche (1907) beschäftigt, doch muss hinsichtlich der Ergebnisse aller dieser Untersuchungen und mancher in ihnen obwaltenden Meinungsverschiedenheiten auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

B. Knospung an ausgebildeten Tieren.

Hydroiden (Polypen und Medusen).

Knospenbildung am Polypen.

Als einfachstes und lehrreichstes Beispiel für die Knospenbildung am Polypenkörper bietet sich Hydra dar, abgesehen von den im vorigen Abschnitt besprochenen einfach gestalteten Formen (Haleremita, Microhydra, Gonionema), bei denen aber die Vorgänge im Einzelnen nicht so genau wie bei Hydra verfolgt wurden.

Beim Süsswasserpolypen pflegt die erste Knospe am untersten Theil der Magenregion dort aufzutreten, wo diese in den Stiel des Thieres übergeht (Fig. 380). Darüber in regelmässigen Abständen und eine um den Körper verlaufende flache Spirale bezeichnend, entstehen weitere Knospen (Fig. 380), und zwar können deren (bei gutem Ernährungszustand des Thieres) bis zu 8 vorhanden sein (R. Hertwig 1906 und frühere Autoren). Als kleine höckerförmige Erhebungen unter Betheiligung der beiden sich nach aussen vorbuchtenden Körperschichten gebildet (Fig. 394 p. 552), wachsen sie bald heran; durch Verschmelzung der beiden Blätter und Durchbruch des sich in die Knospe fortsetzenden Gastrovascularraums nach aussen entsteht die Mundöffnung und als höckerförmige Erhebungen, ebenfalls von beiden Blättern gebildet, treten im Umkreis des Mundkegels die Tentakel auf. Nachdem die Knospen auf diese Weise, sowie durch weiteres Wachsthum und Differenzirung der

genannten Theile fast völlig die Ausbildung des Mutterpolypen angenommen und sich an der Basis eingeschnürt haben, lösen sie sich vom Mutterthier ab. Wie dieses, führen sie nunmehr ein freies Leben und pflanzen sich ebenfalls wieder durch Knospung fort, was übrigens unter Umständen auch schon dann eintreten kann, wenn sie noch mit der Mutter verbunden sind.

Stockbildung.

Wenn auch bei den Süsswasserpolypen kleine, aus verhältnissmässig wenigen Individuen bestehende Stöckchen zu Stande kommen (Fig. 380), so sind sie doch nur vorübergehender Natur, während bei den meisten Hydroidpolypen die durch Knospung entstandenen Individuen zu dauernder Stockbildung mit einander verbunden bleiben (Fig. 381 u. 382). Dabei kann der zuerst entstandene Polyp als Haupthydranth an der Spitze bleiben, während neue Polypen in bestimmter Reihenfolge an seinem Stiel hervorknospen. Diese letzteren befinden sich dann in einem ähnlichen Verhältniss zu den aus ihnen hervorgehenden Seitenknospen oder Seitenzweigen, an deren Spitze sie verbleiben. Dies gilt für die Tubulariden und für die Athecaten im Allgemeinen. Die führende Rolle, welche dem ersten Polypen hier zukommt, fällt jedoch bei anderen Hydroidpolypen (Thecaphoren) weg, indem die nach ihm entstandenen Polypen, sowie die aus ihnen hervorgegangenen Seitenzweige eine stärkere Entwicklung nehmen und den ursprünglichen Polypen im Wachsthum bald übertreffen, wie es bei den Campanulariden und Sertulariden der Fall ist (Weismann, 1883, Driesch, 1890).

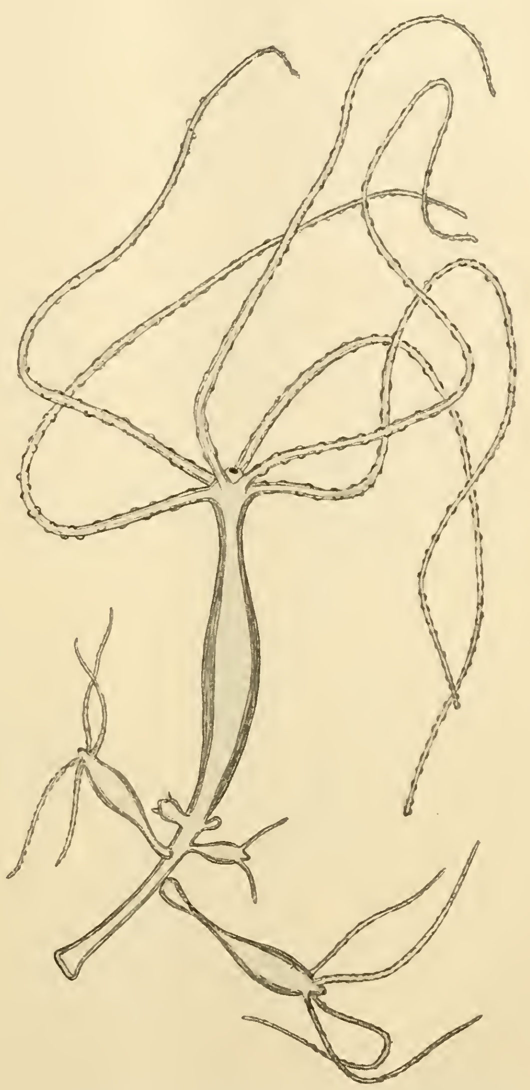


Fig. 380. Knospung eines braunen Süsswasserpolypen (Hydra oligactis Pall.). Die Reihenfolge der Knospen ist aus ihrer Grösse zu entnehmen.

Die Spitze des Stammes oder Zweiges tritt insofern mehr zurück, als sie keinen ausgebildeten Polypen trägt, gewinnt aber andererseits dadurch an Bedeutung, dass sie aus einer indifferenten, bildungsfähigen Zellenmasse besteht, die seitlich immer neue Knospen aus sich hervorgehen lässt. So ist nach STROHL (1907) bei Antennularia antennina an der Stockspitze eine Region von solcher grossen Bildungsfähigkeit vorhanden, nicht unähnlich dem terminalen Vegetationspunkt bei den Pflanzen, wie überhaupt die Plumulariden durch die Ausbildung eines „monopodialen Wachsthums mit einheitlichem Vegetationskegel" (gegenüber dem sympodialen Stock der Campanulariden) ausgezeichnet sind (KÜHN, 1909).

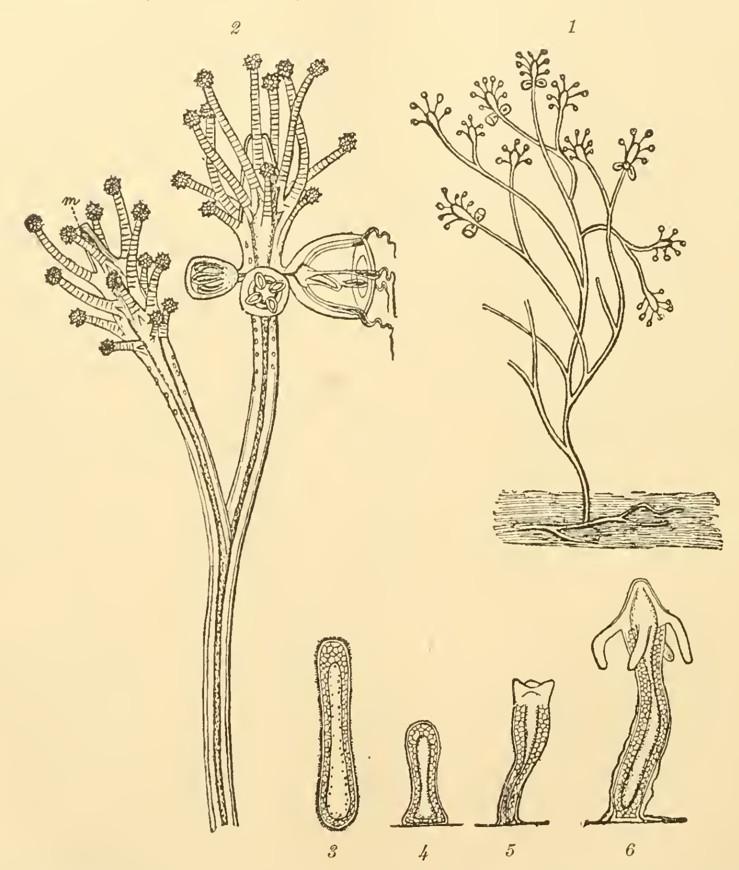


Fig. 381. *1* Stöckchen von Syncoryne fruticosa, *2* Polypen desselben Hydroidpolypen, der eine davon mit Medusenknospen, *3—6* frei, in Festheftung begriffene und sich zum Polypen ausbildende Larven von Cordylophora lacustris. (Nach ALLMAN, aus BOAS' Lehrbuch der Zoologie.)

Den Wachsthums- und Knospungsgesetzen der Hydroidpolypen weiter zu folgen, kann hier nicht unsere Aufgabe sein, sondern es darf in dieser Beziehung auf die früheren Autoren, besonders auf die Untersuchungen von WEISMANN und DRIESCH, verwiesen werden, die ganz neuerdings eine Weiterführung und eingehende Behandlung im ähnlichen Sinne durch A. KÜHN erfuhren.

Entsprechend den verschiedenartigen Wachsthumsgesetzen, wie sie im Auftreten und in der Vertheilung der knospenden Individuen zum Ausdruck kommen, ist die Form der Hydroidenstöcke eine sehr differente. Neben kriechenden Formen, Hydractinia, Clava, von deren Hydrorhiza sich nur einzelne gestielte Polypen (Hydranthen) erheben, finden sich andere, bei denen vom Wurzelgeflecht kleine Stämmchen aufstreben, von deren Stamm (Hydrocaulus) wieder Zweige mit mehr oder weniger zahlreichen Hydranthen ausgehen (Cladonema, Bougainvillea, Fig. 385). Wieder bei anderen erhebt sich der Stamm zu verhältnissmässig beträchtlicher Höhe und seine Aeste erfahren eine immer weitergehende Verzweigung (Eudendrium, Obelia u. a.). In Verbindung mit dieser verschiedenartigen, durch die Lebensweise hervorgerufenen Ausgestaltung der Hydroidenstöcke vollzieht sich auch an den Hydranthen in Form, Tentakelzahl und Vertheilung manche Veränderung, doch bleibt die Grundform des Polypen im Ganzen ziemlich treu erhalten, abgesehen allerdings von einigen sogar sehr weit gehenden Veränderungen, welche mit einer am Stock erfolgenden Arbeitstheilung im Zusammenhang stehen.

Polymorphismus.

Ausser den gewöhnlichen mit Mundkegel und Tentakelkranz versehenen Polypen (Hydranthen) sind am Stock mancher Hydroidpolypen noch andere, für bestimmte Verrichtungen bestimmte Individuen anzutreffen, bei Hydractinia und Podocoryne z. B.

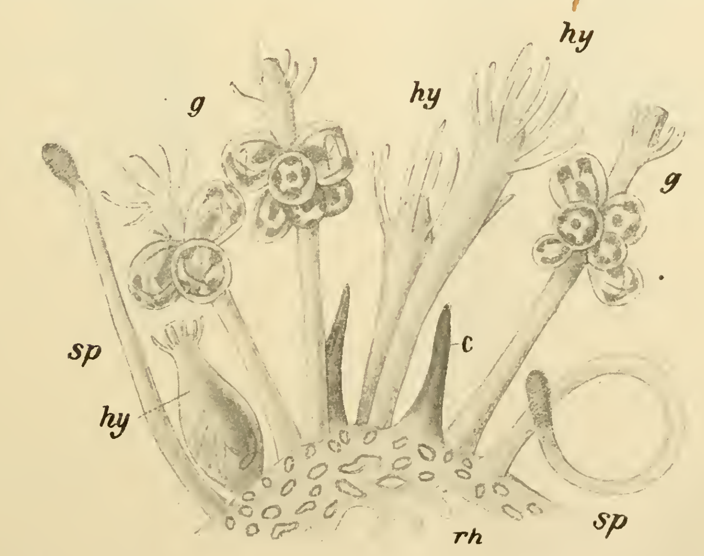


Fig. 382. Stöckchen von Podocoryne carnea mit Hydranthen (*hy*), proliferirenden Polypen (*g*), Spiralzoiden (*sp*) und chitinisirten Schutzpolypen (*c*) auf der Hydrorhiza (*rh*). (Nach GROBBEN, 1875.)

die Wehr- und Schutzpolypen. Erstere, die sogenannten Spiralzoide, sind Polypen, deren Mundöffnung zum Verschluss gekommen ist und deren Tentakeln stark zurückgebildet oder ganz verloren gegangen sind. Sie führen auf äusseren Reiz schlagende oder spiralig-

wurmartige Bewegungen aus und dienen offenbar zur Vertheidigung der Colonie (WEISMANN).

Die sog. Schutzpolypen von Hydractinia und Podocoryne sind Erhebungen der Hydrorhiza, welche aus beiden Blättern bestehen und stachel- oder säulchenförmige Chitinbildungen absondern (Fig. 382); sie dürften ihrer ganzen Bildungsweise nach ebenfalls als mund- und tentakellose Polypen aufzufassen sein. Es scheint, dass sie zum Schutz der Hydranthen dienen, die sich zwischen sie zurückziehen können (GROBBEN, WEISMANN).

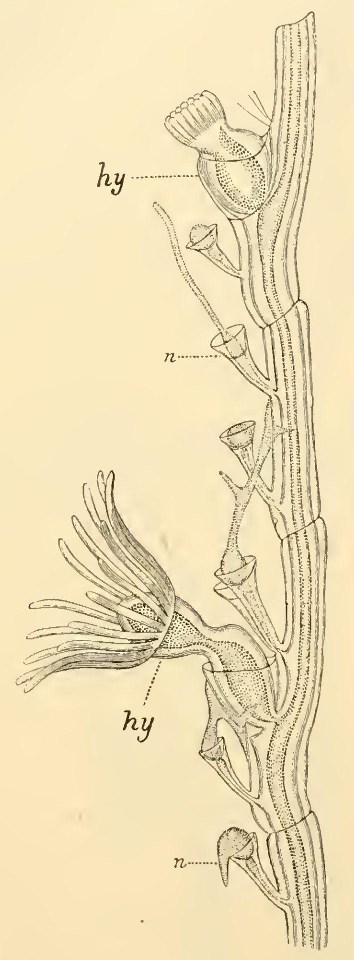


Fig. 383.

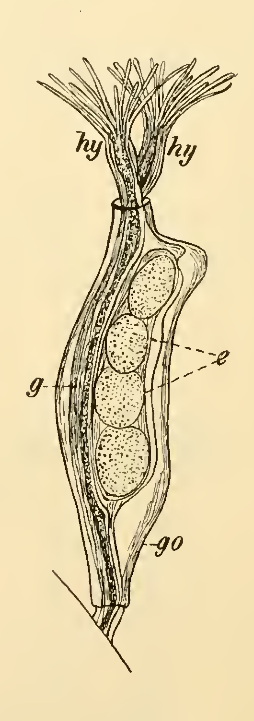


Fig. 384.

Fig. 383. Seitenzweig von Antennularia antennina mit Hydranthen (*hy*) und Nematophoren (*n*) im eingezogenen und ausgestreckten Zustand, der sich bei den einzelnen Nematophoren in verschiedener Weise zeigt. (Nach ALLMAN, 1871.)

Fig. 384. Gonangium von Halecium halecinum mit Eiern (*e*), am Gonanthen (*g*) und 2 Hydranthen (*hy*), die ihm aufsitzen. Gonophor zurückgebildet, *go* Gonotheca, die Hülle des Gonangiums. (Nach ALLMAN, 1871.)

Bei den genannten Modificationen der Polypen lässt sich deren ursprüngliche Form zum Theil noch feststellen und daher ist die Ableitung, wie bei den Wehrpolypen von Hydractinia, ziemlich sicher; unbestimmter wird dies bei den anderen Gebilden, die man als modificirte Polypen betrachtet, so bei den bekannten Nematophoren der Plumularien. Es sind dies keulen- oder gestielt knopfförmige Gebilde,

von ganz ähnlicher Stellung, wie die Hydranthen, nur weit kleiner, aber wie diese von einer kelchartigen Hydrotheca umgeben (Fig. 383). Aus dieser können sie weit vorgestreckt werden, sind also ziemlich beweglich, was für ihre vermuthliche Aufgabe als Vertheidiger der Colonie von Bedeutung ist; dazu sind sie reich mit Nesselkapseln versehen. Sie bestehen ebenfalls aus beiden Körperschichten, doch scheint ihnen für gewöhnlich die Innenhöhle zu fehlen, aber sie kann auch vorhanden sein, so dass die betreffenden Anhänge der Colonie dann in dieser Hinsicht ebenfalls als umgewandelte Individuen erscheinen (Allman, v. Lendenfeld, Nutting). Als solche sah Weismann auch die von ihm beschriebenen Cnidophore von Eudendrium an, die als hohle, doppelschichtige, mit dem Gastrovasculärraum in Verbindung stehende Schläuche der Hydranthenbasis ansitzen und ebenfalls mit Nesselkapseln reich versehen sind.

Modificirte Individuen sind auch diejenigen, welche als Gonanthen oder Blastostyle zu Trägern von Geschlechtsindividuen wurden (Allman, Grobben, Weismann, Goette u. a.) und gegenüber den eigentlichen Hydranthen in Grösse wie Tentakelzahl reducirt (Fig. 382) oder in anderer Weise beeinflusst erscheinen. Die Reduction führt bis zum Verlust von Mundöffnung und Tentakeln, wie wir es ähnlich bei jenen anderen Modificationen der Hydranthen bereits kennen lernten. Solche und andere Beeinflussungen treten auch dann ein, wenn die Gonanthen (Blastostyle) mit den von ihnen getragenen Geschlechtsknospen von einer weiten Peridermhülle (Gonotheca) umgeben und so zum Gonangium ausgestaltet bezw. in dieses einbezogen werden (Fig. 384 und Fig. 388), wie es bei den thecaphoren Hydroiden allgemein der Fall ist. Innerhalb des Gonangiums zeigen die Gonanthen insofern recht verschiedene Modificationen, als sie nicht nur Träger der Geschlechtsindividuen sein, sondern die Geschlechtsproducte in sich selbst beherbergen und dadurch also direct zu Keimträgern werden können (Allman, 1871, Weismann, 1883, Goette, 1907). Am Gonanthen können übrigens auch wieder Hydranthen durch Knospung entstehen (Fig. 384).

Die letzten Betrachtungen führten zu einer weiteren und besonders wichtigen Modification der Individuen des Hydroidenstockes, nämlich zu den Geschlechtsthieren, Geschlechtsgemmen, Sporosacs, Gonophoren, Medusoiden, Medusen oder wie sie sonst in den recht verschiedenartigen Formen ihrer Ausbildung genannt werden. Die Geschlechtsthiere gehen wie die Hydranthen aus Knospen am Stock hervor und sind deshalb, wie aus anderen Gründen, ebenfalls als modificirte Individuen anzusehen, und der Polymorphismus des Hydroidenstockes erfährt durch sie eine besonders characteristische Ausprägung. In noch weit höherem Masse ist dies übrigens bei den Siphonophoren der Fall, deren Stockbildung und Polymorphismus in einem anderen Zusammenhang zu behandeln war (vgl. p. 528).

Die Uebertragung der Geschlechtsfunctionen auf besondere Individuen zeigt an, dass mit der Stockbildung und dem Polymorphismus der Hydroiden ein Generationswechsel verbunden ist (M. Sars, Steenstrup, Gegenbaur). Ehe aber auf diesen eingegangen werden kann, ist die Entstehung der im ausgebildeten Zustand von den übrigen Individuen des Stockes ganz abweichend gestalteten Geschlechtsthiere zu besprechen.

Entstehung und Ausbildung der Meduse am Stock.

Von den vorher genannten Geschlechtsthieren des Hydroidenstockes zeigt die Meduse in Folge ihrer Ablösung und freien Lebensführung eine weitgehende Differenzirung und besonders grosse Verschiedenheit von den übrigen Individuen des Polypenstockes. Ihre erste Anlage ist aber die gleiche, d. h. eine aus einer Vorwölbung der beiden Blätter bestehende Knospe, die an einem Individuum oder an einer Stelle des Stockes entsteht, deren Zugehörigkeit zu einem bestimmten Individuum nicht ohne weiteres erkennbar ist (Fig. 381, 382, 385). Andererseits können es besonders dafür bestimmte Individuen (Gonanthen, Blastostyle) sein, welche die Medusenknospen hervorbringen (Fig. 384 u. 388), wie schon vorher gezeigt wurde.

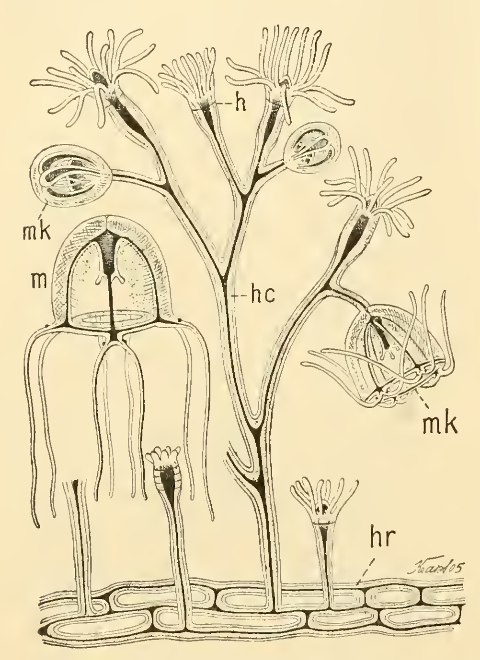


Fig. 385. Bougainvillea ramosa. Auf der Hydrorhiza (*hr*) knospende Hydranthen, sowie ein kleines Stöckchen (Hydrocaulus *hc*) mit Hydranthen (*h* Nährpolypen) u. Medusenknospen (*mk*); *m* eine losgelöste junge Meduse (Margelis ramosa). (Nach ALLMAN, aus A. LANG's Lehrbuch der vgl. Anatomie.)

Nach den älteren Untersuchungen von AGASSIZ, CLAUS, WEISMANN, die durch spätere Beobachtungen bestätigt wurden, liess man die Meduse etwa auf folgende Weise aus der Knospe hervorgehen. Gleichzeitig mit ihrer Grössenzunahme und Einschnürung an der Basis entsteht am freien Pol eine starke Wucherung des Ectoderms, der Knospen- oder Glockenkern (Fig. 386 *A* u. *B*). Indem dieser nach innen vordringt und dadurch das Entoderm gegen die Gastralhöhle drängt, erlangt der Entodermsack die Gestalt eines Bechers mit doppelter Wandung (Fig. 386 *B*). Sie wird aber bald dadurch verändert, dass die gegenüberliegenden Blätter der primären Entodermlamelle in vier Meridianen (den Interradien) sich einander nähern und verschmelzen, wodurch aus der „primären" die „secundäre Entodermlamelle" entsteht und von dem Hohlraum des Entodermsacks in den vier Radien nur die Radiärkanäle übrig bleiben (Fig. 386 *C*—*E*). Ihrer Entstehung nach müsste die secundäre Entodermlamelle zunächst zweischichtig sein, und kurz ehe sie zu Stande käme, würde zwischen ihren beiden Lagen ein Spaltraum vorhanden sein, durch den die Radiärkanäle mit einander in Verbindung stehen (Fig. 386 *E*).

Während dessen ist eine Aushöhlung des Glockenkerns erfolgt (Fig. 386 *D* u. *E*) und damit die Anlage der Glockenhöhle gegeben, ein für die Entwicklung der Meduse sehr wichtiger Vorgang, da mit ihm die weitere Ausbildung des Schirms und seiner Höhle zusammen-

hängt. Die Auskleidung der letzteren, das subumbrellare Epithel, wird von dem immer flacher werdenden Ectoderm des Glockenkerns geliefert (Fig. 386 *E* u. *F*, 390 u. 391); die Glockenhöhle erweitert sich bedeutend und bricht schliesslich nach aussen durch. An der ringförmigen Stelle (Glockenmund), wo dies geschieht und wo der Glockenkern mit dem Aussenectoderm (der Exumbrella) in Verbindung stand, entsteht das Velum (Fig. 386 *F*). In dieser Gegend sollte, wahrscheinlich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der secundären Entodermlamelle der Ringkanal zu Stande kommen und dadurch eine secundäre Vereinigung der seitdem verhältnissmässig eng gewordenen Radiärkanäle erfolgen. Der Schirm selbst ist durch das Auftreten der Gallertmasse im Bereich der sog. Stützlamelle zwischen Ectoderm und Entoderm zur Ausbildung gelangt, und vor Allem hat sich schon

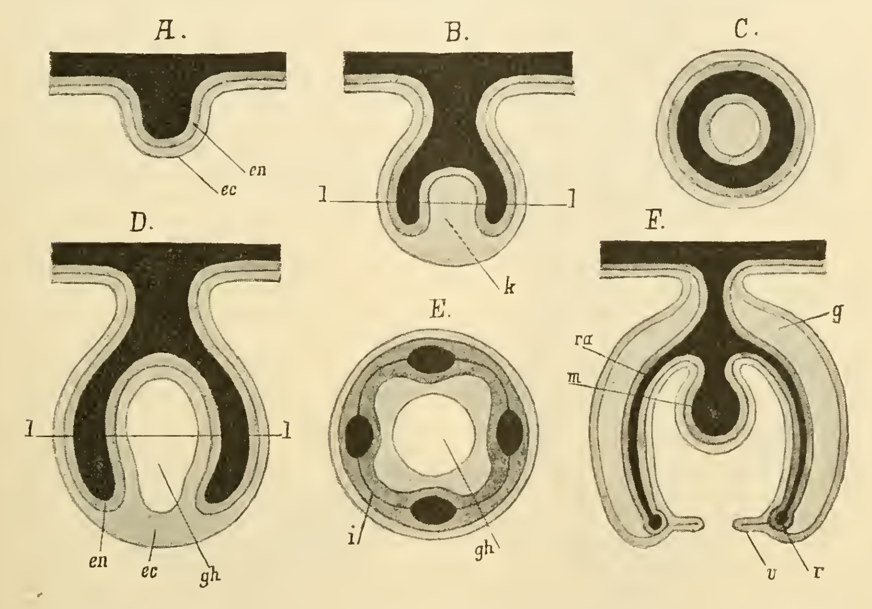


Fig. 386. Schema der Medusenentwicklung aus der Knospe.
A junge Knospe, *B* mit Knospenkern, *C* Querschnitt durch das Stadium *B* bei *ll*, *D* mit Glockenhöhle u. Radiärkanälen, *E* Querschnitt durch *D* bei *ll*, *F* späteres Stadium.
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *gh* Glockenhöhle, *i* interradiale Verwachsungsstelle zur secundären Entodermlamelle, *k* Knospen- oder Glockenkern, *m* Manubrium, *r* Ringkanal, *ra* Radiärkanal, *v* Velum.

vorher am Grunde der Glockenhöhle eine aus Ecto- und Entoderm bestehende Vorwulstung erhoben, die Anlage des Manubriums, welche in die Schirmhöhle vorwächst, worauf deren mit dem Gastralraum und den Radiärkanälen in Verbindung stehenden Hohlraum zur Bildung der Mundöffnung nach aussen durchbricht (Fig. 386 *F*, 387 *B*). Wenn dann die Musculatur des Velums und der Subumbrella, die Tentakeln, Augen und Randbläschen gebildet sind, ist die Entwicklung der Meduse der Hauptsache nach vollendet. Der sie mit den entsprechenden Theilen des Stockes verbindende Stiel wird immer mehr eingeschnürt, wodurch allmählich die Unterbrechung jenes Zusammenhanges und die Ablösung der Meduse vom Stock erfolgt. Sie ist jetzt zur Führung

eines freien Lebens befähigt und hat im Wesentlichen nur noch die Gonaden zu entwickeln, um sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen und die Planulalarven zu erzeugen, aus denen nach ihrer Festsetzung ein junger Polyp und später nach dessen Vermehrung durch Knospung ein neues Hydroidenstöckchen hervorgeht (Fig. 381, p. 534).

Beziehungen der Geschlechtsindividuen zum Hydroidenstock, Polyp und Meduse, Medusen und Gonophoren.

Bei denjenigen Hydroiden, die sich so verhalten, wie es hier geschildert wurde, besteht die Lebensgeschichte der Species in der Aufeinanderfolge von ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen (Polypen, Hydroidenstock) und einer Geschlechtsgeneration (Meduse), so dass man es also mit einem echten Generationswechsel (Metagenesis) zu thun hat. Diesen ist man geneigt, in Verbindung mit der Stockbildung durch Arbeitstheilung entstanden zu denken, welche Erklärung insofern nahe liegt, als an den Hydroidenstöckchen der Polymorphismus keine seltene Erscheinung ist. Die Medusen werden demnach als modificirte Polypen aufgefasst, deren Organisation aus den Anforderungen zu erklären ist, welche das freie Leben an die vom Stock abgelösten Geschlechtsthiere stellte.

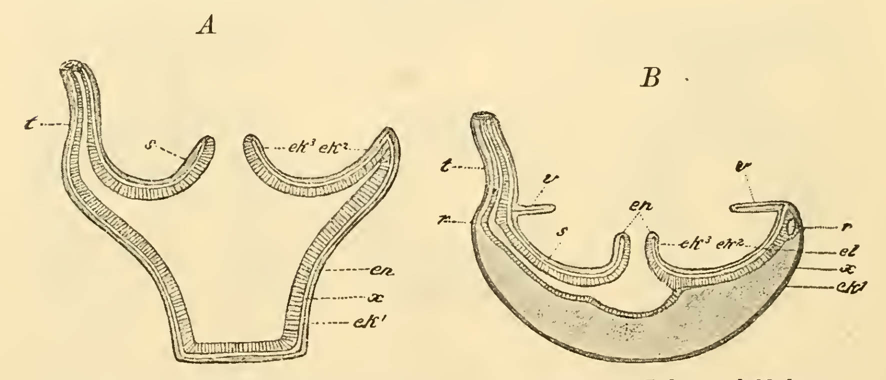


Fig. 387. Schematische Längsschnitte zum Vergleich von Polyp und Meduse, aus R. Hertwig's Lehrbuch der Zoologie, 1907. — *ek* Ectoderm, ek^1 der Exumbrella, ek^2 der Subumbrella, ek^3 des Magens, *el* Entodermlamelle, *en* Entoderm, *r* Ringkanal, *s* Subumbrella, *t* Tentakeln, *v* Velum, *x* Gallerte bezw. Stützlamelle des Polypen.

Dieser Anschauung entsprechend, versuchte man die Organisation der Meduse auf diejenige des Polypen zurückzuführen, was unter Verwendung des Hertwig'schen Schemas (Fig. 387) keine Schwierigkeiten bereitete, wie verschiedenartig Gestalt und Structur der beiden Individuen auch zunächst erscheinen mag. Die Längsaxe des Polypen ist bei der Meduse verkürzt, die Queraxe aber verlängert, indem sein mehr cylindrischer Körper eher Scheibenform angenommen hat. Die Stützlamelle der Fussscheibe und des Mauerblattes werden zur Gallertschicht des Schirmes (Fig. 387 *A* u. *B*). Der Mundkegel des Polypen entspricht dem Manubrium der Meduse, die Concavität in der Umgebung des Mundkegels vertieft sich und der Tentakelkranz wird damit, wie mit der ganzen Verbreiterung des Körpers an den

Schirmrand der Meduse verschoben (Fig. 387 *A* u. *B*). Das hier auftretende Velum, die Subumbrellarmusculatur, der Nervenring und die Sinneskörper stellen Neubildungen dar und auch der Gastrovascularapparat der Meduse hat gegenüber dem des Polypen durch die Einengung zu den Radiärkanälen, sowie durch die Ausbildung des Ringkanals eine sehr beträchtliche Complication erfahren. Immerhin glaubte man dies aus den Bedürfnissen der ganz veränderten Lebensweise erklären und mit der Entwicklungsgeschichte der Medusen in Einklang bringen zu können. Mit dem Frei- und Selbstständigwerden der Geschlechtsthiere gelangten vorhandene Organsysteme zu besserer Ausbildung und neue für die Bewegung und Orientirung nöthige Organe wurden erworben.

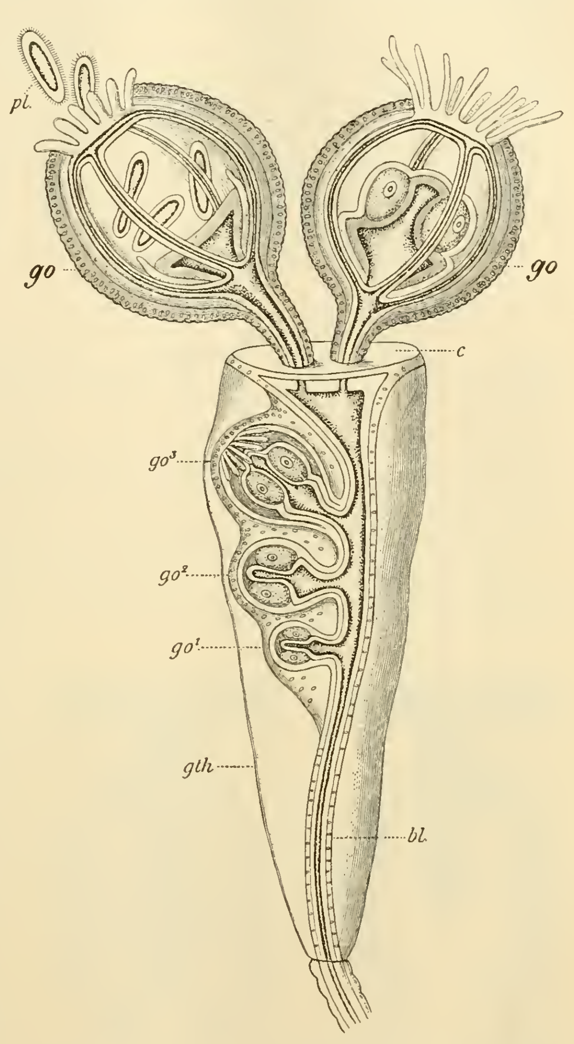


Fig. 388. Gonangium von Gonothyraea Loveni mit 2 Gonophoren (*go*) und nicht ausgebildeten Gonophorenknospen (go^1—go^3) am Blastostyl (*bl*). Aus dem älteren Gonophor schwärmen bereits die Planulalarven (*pl*) aus; das jüngere Gonophor zeigt Eier am Manubrium. Beide Gonophoren lassen Manubrium, Randtentakel, Ringkanal und Radiärkanäle erkennen; *go* Gonotheca, *st* Stiel des Gonangiums. (Nach Allman, 1871.)

Der Versuch, die Medusen als frei gewordene und umgewandelte Polypen zu erklären, wurde weiter auf diejenigen Geschlechtsthiere ausgedehnt, welche dauernd mit dem Stock verbunden bleiben, die Gonophoren, Sporosacs etc. Diese zeigen in vielen Fällen eine Organisation, welche mit derjenigen der Meduse eine oft sehr weitgehende Uebereinstimmung besitzt; sie ist unter Umständen so gross, dass sie sich kaum erheblich von dem Bau einer Meduse unterscheidet (Fig. 388), während bei anderen Gonophoren die Uebereinstimmung mehr zurücktritt (Fig. 389 *A* u. *B*). Man hat dies dadurch zu erklären gesucht, dass mit der Noth-

wendigkeit der rascheren Erlangung der Geschlechtsreife oder in Verbindung mit der Art der Gonadenerzeugung, die Meduse sich nicht mehr vom Stock ablöste, sondern sessil wurde, wodurch vor allen Dingen die zur freien Beweglichkeit dienenden Organe (Velum, Randtentakel, Sinneskörper) eine allmähliche Rückbildung erfuhren, aber schliesslich auch andere Theile des Körpers und dessen ganze Ausbildung in Mitleidenschaft gezogen und stark verändert wurden (Fig. 389 *B*). Je nach dem Fortschritt dieses Processes wurden von WEISMANN fünf verschiedene Stadien unterschieden:

1) Medusoide mit Glockengefässen, aber ohne Randtentakel, meist ohne Velum und Sinneskörper, Manubrium ohne Mund; lösen sich meist im reifen Zustand ab (Pennaria);

2) sessile Medusoide, Glocke meist ohne oder mit unvollkommenen Gefässen, aber mit Glockenmund und Glockenhöhle (Tubularia);

3) sessile Gonophoren, Glockenwand noch mit Entodermlamelle und 2 Entodermschichten, aber ohne Kanäle und Glockenmund, das Manubrium unmittelbar umschliessend (Clava, Hydractinia);

4) sessile Gonophoren, deren Wand nur unvollständig die Medusenschichten enthält (weibliche Campanularia);

5) Sporophoren, d. h. sessile Gonophoren ohne jede Spur medusoiden Baues (Cordylophora).

Ob der Rückbildungsprocess schliesslich zum völligen Schwinden des Medusoids oder Gonophors führt und dieses etwa noch in der buckelförmigen Erhebung der Gonaden von Hydra angedeutet ist oder ob es sich im Gegentheil bei diesem Polypen um besonders ursprüngliche Verhältnisse handelt, indem der Polyp die Geschlechtsproducte noch selbst erzeugt, musste dahingestellt bleiben. Die einfachen Organisationsverhältnisse der Hydren dürften trotz des Lebens im süssen Wasser eher für die letztere Auffassung sprechen.

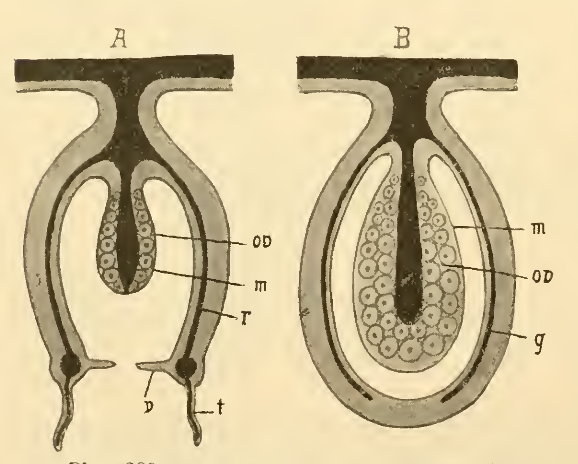


Fig. 389. Zwei Gonozooide von Hydroiden im Längsschnitt, schematisirt. *A* junge, festsitzende Meduse, *B* Gonophor.

g Gefäße, *m* Manubrium, *ov* Ovarium, *r* Radiärgefäss, *t* Tentakel, *v* Velum.

In Verbindung mit der Anschauung vom Einbehalten der Medusen am Hydroidenstock und ihrer Rückbildung zu Medusoiden, Gonophoren u. s. f. hat die besonders durch WEISMANN vertretene und ausgebaute Lehre von der Verschiebung der Keim- und Reifungsstätte der Geschlechtsproducte eine nicht unerhebliche Rolle gespielt. Nach WEISMANN ist das Ectoderm des Manubriums als die ursprüngliche Ent-

stehungsstätte der Keimzellen bei den Hydroiden anzusehen, wo sie denn auch bei vielen Medusen und Gonophoren gefunden werden (Fig. 389). Bei anderen ist dies jedoch nicht der Fall, sondern die jungen Keimzellen treten oft weit entfernt davon in einer der beiden Schichten eines Zweiges auf, um erst von hier aus activ wandernd an ihre endgültige Lagestätte in der Gonophorenknospe zu gelangen (vgl. Allg. Theil dieses Lehrbuchs, I, p. 296 ff.). Wenn die Geschlechtsproducte auf diese Weise bereits im Körper des Polypen erzeugt und erst nachträglich an die sogenannten Geschlechtsthiere abgegeben werden, so ist es sehr naheliegend, dieses Verhalten durch das Bestreben nach Beschleunigung der Geschlechtsreife zu erklären, wie es besonders von Seiten WEISMANN's geschah.

Die im Vorstehenden von der Entwicklung der Medusen, sowie ihren Beziehungen zum Hydroidenstock, zu den Polypen und Gonophoren, gegebene Darstellung dürfte im Allgemeinen der Anschauung entsprechen, die man sich in recht übereinstimmender Weise von diesen morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen gebildet hatte. Eine starke Erschütterung, in mancher Beziehung sogar eine Umkehrung in das Gegentheil, würden diese Anschauungen erfahren, wenn sich die neuerdings von GOETTE (1907) gegebene Darstellung der Medusenentwicklung und die darauf gegründeten Schlussfolgerungen bestätigten.

Nach GOETTE's eingehenden, an einem sehr reichen Untersuchungsmaterial angestellten Beobachtungen verläuft die Entwicklung der Meduse aus der Knospe anders, als sie bisher angenommen wurde. Zunächst betrifft dies die Bildung der Radiärkanäle, die nicht in Folge des Aussparens bei der Verschmelzung der einander gegenüberliegenden Theile der primären Entodermlamelle angelegt werden (Fig. 390 *B*—*E*), sondern als vier durch Falten von einander getrennte Rinnen des Entodermschlauches der Knospe auftreten, um als 4 Divertikel von diesem zu den Radialschläuchen auszuwachsen (Fig. 390 *A*—*C*). In ähnlicher Weise hatten auch schon ALLMAN (1871) und F. E. SCHULZE (1873) die Radiärkanäle entstehen lassen, d. h. auch nach ihren Beschreibungen war es mehr ein actives Auswachsen von Entodermdivertikeln, welches zu ihrer Ausbildung führt.

Nach dieser Darstellung ist also eine primäre Entodermlamelle im Sinn von WEISMANN ebenso wenig vorhanden, wie der Glockenkern die ihm für die Entstehung des entodermalen Doppelbechers zugeschriebene Bedeutung hat (Fig. 390 *B*). Der Glockenkern ist zwar am freien Ende der Knospe als ectodermale Wucherung schon angelegt (Fig. 390 *B* u. *C*), aber die Radialschläuche wachsen mehr an ihm hin, als dass er ihre Entstehung in der früher beschriebenen Weise veranlasste. Dementsprechend erscheinen die Radialschläuche im Querschnitt einer so weit ausgebildeten Medusenknospe als vier von einander unabhängige Kanäle, die den Glockenkern zwischen sich erkennen lassen, wenn sie mehr nach dem Gipfel der Knospe zu liegen (Fig. 390 *D*), während er an den mehr nach der Basis gelegenen Querschnitten nicht vorhanden ist (Fig. 390 *E*). Hier finden sich dafür entodermale Bestandtheile, die Reste der Entodermkuppe, vor, welche nach GOETTE der Spadixplatte zugehören und von denen in Ver-

bindung mit dem Ectoderm später die Bildung des Manubriums ausgeht (Fig. 391 *A*).

Indem die Radialschläuche auch nach GOETTE's Darstellung sich späterhin abplatten und ihre Seitenkanten sich jederseits zu einer Zellplatte verbreitern (Fig. 391 *B*), kommt es in Folge der gegenseitigen Berührung nachträglich zur Bildung einer Art von secundären Entodermlamelle, wie sie auch nach den früheren Darstellungen vorhanden, aber auf andere Weise entstanden ist (Fig. 386 *E*, p. 539). Im Bereich des freien Endes der Medusenknospe, auf welches dieses Verhalten jedoch nicht beschränkt ist, würde es insofern von selbst gegeben erscheinen, als hier schon frühzeitig die Radiärschläuche sich stark verbreitern und zur Bildung des Ringkanals mit einander verschmelzen

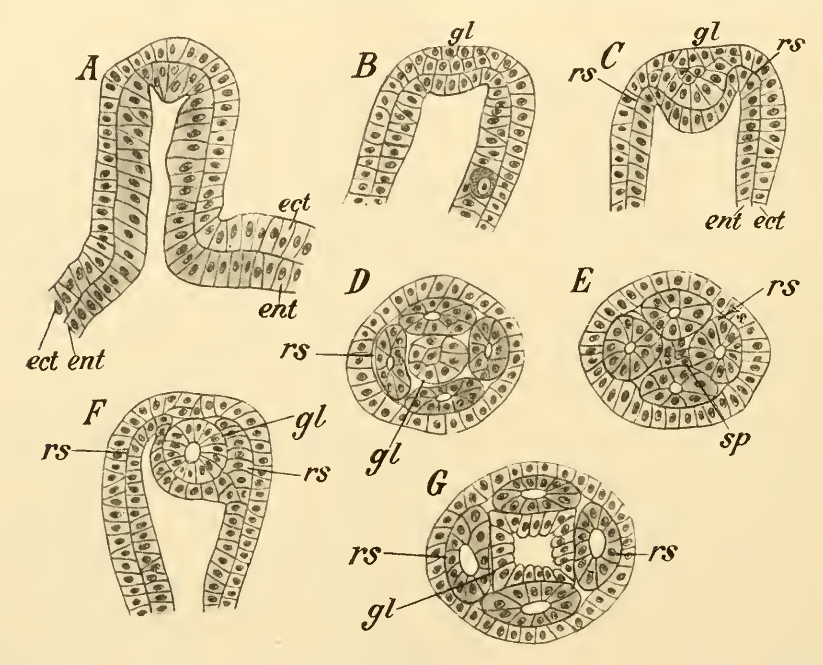


Fig. 390. Knospung der Meduse von Podocoryne carnea. (Nach A. GOETTE, 1907.)

A—C junge Knospenstadien im Längsschnitt, *D* u. *E* Querschnitte, *F* u. *G* Längs- und Querschnitt etwas älterer Stadien.

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *gl* Glockenkern, *rs* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte.

(Fig. 391 *C*). Mit der hier für die Entstehung der Hydromeduse gegebenen Darstellung stimmt diejenige von W. RICHTER (1907) für die Medusen der Siphonophoren im Ganzen überein.

Vergleicht man GOETTE's neue Darstellung der Medusenentwicklung und besonders die von ihm gegebenen Abbildungen mit denjenigen der früheren Autoren, so drängt sich die Vermuthung auf, dass in Wirklichkeit kein so schroffer Gegensatz besteht, wie es zunächst erscheint und eine Vermittlung vielleicht insofern möglich ist, dass zwar ein actives Vordringen der Entodermdivertikel vorhanden ist, aber auch ein solches des Glockenkerns nicht fehlt, in ähnlicher Weise etwa, wie F. E. SCHULZE

es bereits vor langen Jahren für Syncoryne beschrieb. Von einem Entodermbecher und der primären Entodermlamelle würde dann freilich kaum die Rede sein, dagegen könnte trotzdem eine secundäre Entodermlamelle zu Stande kommen und die späteren Stadien würden insofern bei beiden Auffassungen mehr übereinstimmen.

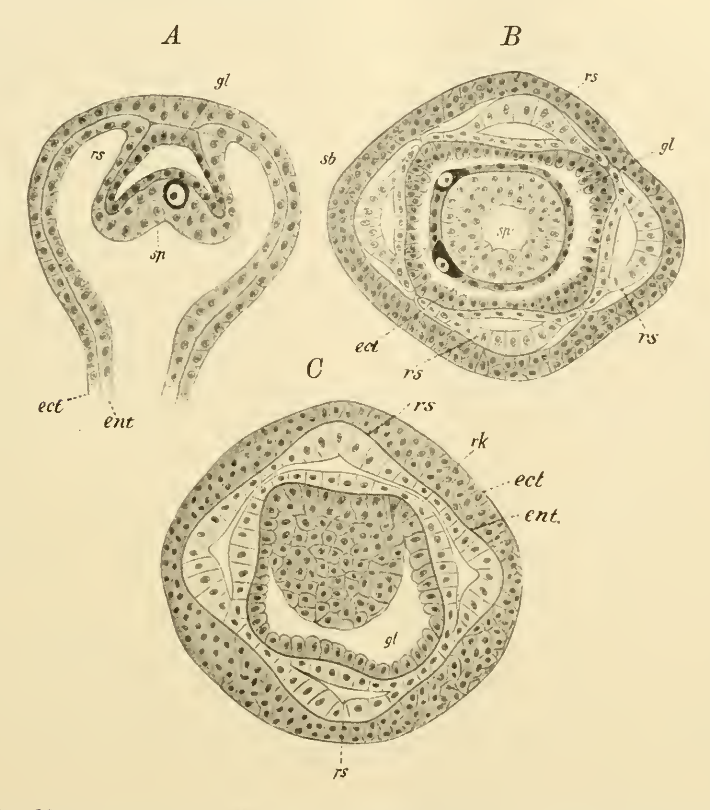


Fig. 391. Längsschnitt (*A*) und Querschnitte (*B* u. *C*) der in Entwicklung begriffenen Meduse von Podocoryne carnea in späteren Stadien. (Nach GOETTE, 1907.)
ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *gl* Glockenkern, *m* Manubrium, *rk* Ringkanal, *rs* Radialschläuche, *sb* Subumbrellarepithel, *sp* Spadix.

Die Aushöhlung des Glockenkernes (Fig. 390 *F* u. *G*), die Bildung des Subumbrellarepithels und der Glockenhöhle, des von der Spadixplatte und dem darüber liegenden Ectoderm ausgehenden Manubriums (Fig. 391 *A*—*C*), der Durchbruch des Glockenmundes, die Entstehung des Velums u. s. f. bieten in der neuen Darstellung keine von der früheren so abweichende Verschiedenheiten, als dass sie hier nochmals herangezogen zu werden brauchten, dagegen ist allerdings GOETTE's Auffassung von den Beziehungen der Medusen zu den übrigen Geschlechtsindividuen des Hydroidenstockes eine völlig andere, als sie den bisherigen Anschauungen entsprach (p. 538 ff.).

Wenn man es bisher als eine kaum bestrittene Thatsache anzusehen geneigt war, dass die sessilen Geschlechtsindividuen des Hydroidenstockes durch Unterdrückung des freien Lebens und allmähliche Rückbildung aus Medusen hervorgegangen seien (p. 542), stellt sich

Goette auf den völlig entgegengesetzten Standpunkt und schliesst aus dem Entwicklungsmodus der Gonophoren im Vergleich zur Polypen- und Medusenentwicklung, dass die Keimträger nicht eine regressive Metamorphose durchgemacht hätten, sondern sich vielmehr in aufsteigender Entwicklung (vom Polypen nach der Meduse hin) befänden.

Ohne im Einzelnen auf die von Goette zur Stütze seiner Auffassung vorgebrachten, seinen Beobachtungen entlehnten Gründe eingehen zu können, sei nur betont, dass ihm die Entwicklung der Meduse, wie er sie beobachtete und wie sie vorher nach seiner Darstellung geschildert wurde (Fig. 390 u. 391) durchaus gegen die directe Herleitung von Polypen zu sprechen scheint, während er für den Uebergang zur Medusenorganisation auf dem Wege der sessilen Keimträger in deren Entwicklung und Structur eine Reihe von Anhaltspunkten findet, die für ihn ausschlaggebend sind. In der Entwicklung der Gonophoren einer grossen Zahl von Hydroiden ist nach Goette keine Spur eines medusoiden Baues zu finden. Ihre Organisation ist einfach daraus zu erklären, dass mit der Vertheilung der Geschlechtsproducte auf bestimmte Hydranthen des Stockes deren Ausbildung zu echten Hydranthen allmählich beeinflusst wurde, was dann um so mehr der Fall gewesen sein dürfte, wenn sich diese Einrichtung, bestimmte Hydranthen als Geschlechtsthiere zu verwenden, befestigte und die Anhäufung der Geschlechtsproducte in ihnen eine grössere wurde.

Zur Erklärung der von Goette vertretenen Auffassung seien die Thecaphoren herangezogen, bei denen sich nach seiner Darstellung in der Umwandlung der Polypen zu Geschlechtsindividuen etwa folgende vier Stufen unterscheiden lassen:

1) Der Stamm des im Gonangium gelegenen Gonanthen verwandelt sich in einen Keimsack, der sich jedoch nicht vom Gonanthen trennt, sondern seinen Hauptbestandtheil ausmacht. Der Gonanth wird also selbst zum Keimträger (Diphasia, Plumularia setacea).

2) Der Keimsack entsteht noch im Gonanthen und bleibt in seinem Ectoderm liegen, während der Entodermschlauch sich abzusetzen beginnt — innerer Keimsack der Gonanthen (Diphasia, Aglaophenia, Antennularia).

3) Der Keimsack differenzirt sich noch im Gonanthen, schnürt sich dann aber völlig von ihm ab, so dass er als Keimträger zu einem gestielten Anhang des Gonanthen wird (Sertularia, Plumularia echinulata und frutescens).

4) Die Abschnürung des Keimsacks beginnt noch vor seiner Differenzirung, also nach Art einer Knospung, die zuletzt ganz ebenso wie bei typischer Medusenknospung erfolgt. Der Keimträger ist dann eine Knospe des Gonanthen (Halecium, Gonothyraea, Campanularia).

Wo sich in dieser Reihe die Keimsäcke oder Keimträger von dem Gonanthen sondern, zeigen sie wie dieser selbst in ihrer Entwicklung ausschliesslich solche Züge, wie sie für die Hydranthenentwicklung gelten und dokumentiren sich dementsprechend als solche. Dagegen lassen diese Keimträger und Keimsäcke nach Goette keinerlei Rückbildungserscheinungen erkennen, so dass nach seiner Auffassung nicht die Rede davon sein kann, die Keimträger etwa in umgekehrter Reihenfolge aufeinander folgen zu lassen, wie sie der anderen Auffassung (p. 542) entsprechen würde. Solche characteristische Organe, wie

die Radiärkanäle oder die für die medusale Herkunft anscheinend so ungemein bezeichnende, von Ectoderm ausgekleidete und der Schirmhöhle der Meduse vergleichbare Innenhöhle mancher Gonophoren müssten also direct von der Polypenorganisation übernommen oder aus ihr herausgebildet sein.

Die Herleitung der Meduse vom Polypen bleibt auch nach GOETTE's Auffassung bestehen, nur geschieht sie auf dem Umwege durch die Keimträger. Dass diese sich direct aus Hydranthen herausgebildet haben können und dass ihre Organisation auf diesem Wege entstanden, d. h. dem Bedürfniss der Erzeugung, Aufbewahrung und Entwicklung der Keimzellen angepasst ist, lässt sich sehr wohl denken. Die weitere Entwicklung nach der Richtung frei schwimmender Medusen, die Erwerbung der hierfür nöthigen Organe, will bei derartigen, schon zu Keimträgern gewordenen Individuen weniger einleuchtend erscheinen, zumal vorläufig die nach einer solchen Entwicklung drängenden Factoren fehlten. Die Polypenform dürfte immer noch besser als jene Keimträger für eine freie Beweglichkeit ausgestattet sein und die Erwerbung der Medusencharactere stösst bei ihr auf geringere Schwierigkeiten als bei den vorher sessil gewesenen Keimträgern.

Es bleiben die bestimmten Angaben GOETTE's über die mit den Hydranthen und nicht mit den Medusen übereinstimmende Entwicklung der Gonophoren. Abgesehen davon, dass bei den entweder nach der Richtung der Medusen hin sich entwickelnden oder von diesen her sich zurückbildenden Individuen die Entscheidung darüber, ob es sich in ihrer Embryonalentwicklung um Züge des einen oder anderen Typus handelt, nicht ohne Schwierigkeit sein dürfte, besteht noch die Möglichkeit, dass Keimträger sich direct von Polypen aus entwickeln können. Man würde dann solche auf directem Wege entstandene Gonophoren von denen zu unterscheiden haben, welche durch Rückbildung und Sessilwerden aus den Medusen hervorgingen. Darüber, dass der letztere Vorgang in Wirklichkeit stattfindet, wird man kaum in Zweifel sein können, wenn man der grossen Aehnlichkeit oder fast vollständigen Uebereinstimmung mancher Gonophoren, z. B. derer von Gonothyraea (Fig. 388), Pennaria, Tubularia u. a., mit Medusen gedenkt und die Möglichkeit, dass ihre Organisation von den sessilen Gonophoren erworben sein könnte, wohl mit Recht für ausgeschlossen hält. Ob es freilich besonders wahrscheinlich ist, einen Theil der Gonophoren auf directem Wege von Polypen, einem anderen aber auf dem Umwege durch Medusen entstehen zu lassen, muss recht fraglich erscheinen. So gelangt man am Ende doch wieder zu der bisher geltenden und vorher (p. 541 ff.) entwickelten Auffassung von der Entstehung der Gonophoren aus wieder festsitzend gewordenen und allmählich zur Rückbildung gelangten Medusen, während diese selbst von frei gewordenen Polypen herzuleiten wären. Die letzte Entscheidung über diese entwicklungsgeschichtliche und biologisch interessante Frage werden weitere Untersuchungen zu liefern haben [1]).

1) In einer soeben erscheinenden vorläufigen Mittheilung (Onto- und Phylogenie der Hydromedusen, Zool. Anz., Bd. 35, 1910) stellt sich J. HADZI bezüglich der Ontogonie der Hydromeduse wenigstens theilweise auf die Seite von GOETTE, stimmt aber in einem wichtigen Punkt, nämlich in der Entwicklung der Radiärkanäle und der sie hervorrufenden Falten-(Täniolen-)Bildung doch nicht mit ihm überein. Noch weniger ist dies der Fall in Bezug auf die Auffassung und Herleitung der Gonophoren, in welcher Hinsicht HADZI auf Grund seiner Untersuchungen an verschiedenen Hydroiden (Podocoryne, Syncoryne, Cladonema, Obelia)

Wie schon vorher (p. 542) angedeutet wurde, steht im engen Zusammenhang mit der Annahme von der Umwandlung der Medusen zu Gonophoren die andere von der Rückwärtsverschiebung der Keimstätte. Wenn das Ectoderm des Manubriums oder des subumbrellaren Epithels der Meduse die ursprüngliche Keim- bezw. Reifestätte der Geschlechtszellen gewesen sein und von hier aus eine Rückverlagerung in den Gonanthen bezw. in den Stamm stattgefunden haben soll (WEISMANN), so gründete sich diese Auffassung vor allem auf die Annahme, dass die Medusen sessil und in Gonophoren umgewandelt wurden, musste aber eine Aenderung erfahren, falls der Vorgang ein anderer gewesen ist oder sich, wie GOETTE annimmt, sogar in umgekehrter Weise vollzogen haben soll. Dementsprechend erklärt sich GOETTE gegen die centripetale Rückverlegung der Keimstätte, die naturgemäss eine Wanderung der Keimzellen in centrifugaler Richtung, vom Stamm in den Keimträger, zur Folge hat (WEISMANN).

Eine Wanderung der Keimzellen ist nun aber in der That vorhanden und schon wiederholt nachgewiesen worden (Allg. Theil I, p. 296), auch wird sie von GOETTE gar nicht in Abrede gestellt, nur möchte er sie einfach darauf zurückführen, dass die Keimstätte ursprünglich weiter zurück gelegen war und in Folge dessen eine Wanderung in centrifugaler Richtung nach den Gonanthen und Keimträgern stattfinden muss, welche letztere ihren Character als Geschlechtsindividuen erst durch diese Einwanderung erhalten. Die nach WEISMANN zum Zweck der Beschleunigung der Keimreife zurückverlegte Keimstätte stellt also nach GOETTE das ursprüngliche Verhalten dar; von ihr geht die Gonanthen- und Gonophorenbildung aus und erst später erwerben diese die Fähigkeit zum eigenen Hervorbringen der Keimzellen. Letztere sind übrigens nicht determinirt, wie sie es unter Annahme jener Rückverlegung sein müssten, sondern entstehen nach GOETTE's Darstellung an recht verschiedenen Stellen des Stockes in beiden Keimblättern, also nicht nur aus dem Ectoderm und sogar aus bereits differenzirten Zellen. Es steht zu vermuten, dass diese Angaben auf Widerspruch stossen werden, und auch in Bezug auf diese Frage wird mit Interesse die Fortführung der Untersuchungen über die Entwicklung der Polypen und Medusen abzuwarten sein.

Generationswechsel.

Bei Behandlung der Stockbildung und des Polymorphismus (p. 537 ff.) zeigte sich, dass die Geschlechtsfunctionen auf bestimmte Individuen des Hydroidenstocks übertragen werden und sich daraus ein Wechsel von ungeschlechtlichen Generationen (Polypen) und einer Geschlechtsgeneration (Meduse, Gonophor etc.) ergibt. Dieser Generationswechsel tritt dann am deutlichsten hervor, wenn die Geschlechtsthiere als Medusen zur Ablösung gelangen (vgl. p. 538).

mehr der älteren Anschauung von der Entstehung der Gonophoren durch Rückbildung aus Medusen zuneigt. Dies würde also im Ganzen mit der hier vorgetragenen Anschauung übereinstimmen, doch wird sich eine bestimmte Meinung über die von HADZI gegebene Darstellung von der Ontogenie und Phylogenie der Medusen erst aus seiner ausführlichen Arbeit gewinnen lassen. — In einer neuen eingehenden Untersuchung über die Entwicklung der Geschlechtsindividuen bei den Hydromedusen (Zool. Jahrb., Anat. Abth., Bd. 30, 1910) steht A. KÜHN hinsichtlich der Medusenentwicklung und Ableitung der Gonophoren von Medusen ungefähr auf dem in den obigen Ausführungen vertretenen Standpunkte, schliesst sich also in letzterer Beziehung ebenfalls mehr der älteren Annahme einer Rückbildung der sessil gewordenen Geschlechtsthiere an (Anmerkung bei der Correctur).

Bekanntermassen ist dies nicht immer der Fall, und die Beziehungen, in welchen die sessilen Keimträger zu den Medusen stehen, mussten im Hinblick auf andere Verhältnisse bereits eingehender besprochen werden.

Insofern als die am Stock festsitzenden Geschlechtsindividuen die morphologischen Eigenthümlichkeiten solcher zuweilen nur in sehr geringem Masse oder überhaupt nicht zeigen, als sie fernerhin im engen Zusammenhang mit dem Stock stehen und ihre Keimzellen erst von diesem erhalten, kann ihre Selbständigkeit etwas fraglich erscheinen, und zumal der letzte Punkt könnte zu Bedenken Veranlassung geben. Wenn die Keimzellen von anderen Individuen hervorgebracht werden als von denen, in welchen sie zur Reife gelangen und von den ersteren nur an die letzteren abgegeben werden, so erscheint es zweifelhaft, welche von beiden die eigentlichen Geschlechtsindividuen sind und ob nicht mehr den ersteren als den letzteren diese Eigenschaft zukommt. Diese Zweifel werden durch den von Goette vertretenen Standpunkt noch entschiedener, wenn nämlich die Keimstätte ursprünglich im Stamm liegt und von ihr aus die Geschlechtszellen in die Keimträger einwandern, anstatt dass sie (nach der Weismann'schen Anschauung) von ihrer früheren Keimstätte in der Meduse erst nachträglich in den Stamm zurückverlegt wurden. Im Hinblick darauf aber, dass die Keimzellen auch von der Meduse selbst hervorgebracht werden können und jener andere Zustand eher als ein abgeleiteter erschien, hat man die Meduse doch ziemlich allgemein als das Geschlechtsthier, die Hydranthen des Stockes jedoch als die ungeschlechtlichen Generationen angesehen.

Es darf schon hier erwähnt werden, dass ähnliche Verhältnisse sich bei den Bryozoen, besonders aber bei den Tunicaten finden, indem bei ihnen ebenfalls die Keimzellen in anderen Individuen zur Reife gelangen als in denen, welche sie hervorbrachten, so dass man auch in diesen Fällen zweifelhaft gewesen ist, welche Individuen man für die eigentlichen Geschlechtsthiere zu halten hat. Darauf wird in den betreffenden Abschnitten noch zurückzukommen sein.

Nicht alle Hydroidpolypen bringen besondere Geschlechtsindividuen hervor, so pflanzt sich nach unserer bisherigen Kenntniss Protohydra überhaupt nur auf ungeschlechtlichem Wege fort (p. 494), obwohl zu vermuthen steht, dass eine geschlechtliche Fortpflanzung gewiss auch bei diesem Thier vorhanden ist. Hydra hingegen besitzt die Fähigkeit, sowohl Knospen wie auch Geschlechtsorgane an ihrem Körper hervorzubringen (Fig. 392). Man ist geneigt, dieses Verhalten für ein ursprüngliches anzusehen, und da ein ähnlicher Zustand vor der Erzeugung besonderer Geschlechtsindividuen gewiss bestanden haben muss, so steht dieser Annahme kaum etwas entgegen. Jedenfalls hat sie mehr für sich als diejenige eines Zurückgehens der Medusen- oder Gonophorenform bis zu den blossen Gonaden, wofür der einfache Bau der Gonaden von Hydra jedenfalls keinen Anhaltspunkt giebt (vgl. p. 542 u. Fig. 392).

Wenn also nach dieser Auffassung bei Hydra nur von einem Fehlen, nicht aber von einem Unterdrücken des Generationswechsels gesprochen werden kann, so liegen die Verhältnisse bei den Narco- und Trachymedusen insofern anders, als bei ihnen nur die Medusenform vertreten ist und diese nach unserer Annahme kaum anders als auf dem Umwege über den Polypen entstanden sein kann (hypogenetische im Gegensatz zu den metagenetischen, durch Generationswechsel entstehenden Medusen). In der That sind die Jugendstadien der Actinula

und damit einem Hydranthen ähnlich, bilden sich aber nicht weiter zum Polypen, sondern direct zur Meduse um, indem der Mundkegel zum Manubrium wird, das Hypostom die Subumbrella liefert und am Peristomrand der Schirm hervorwächst.

Auch bei den durch Knospung entstehenden, noch zu erwähnenden Medusen der Cuninen (Narcomedusen) sind die frühen Knospungsstadien eher polypenähnlich, indem die junge zweiblättrige Knospe

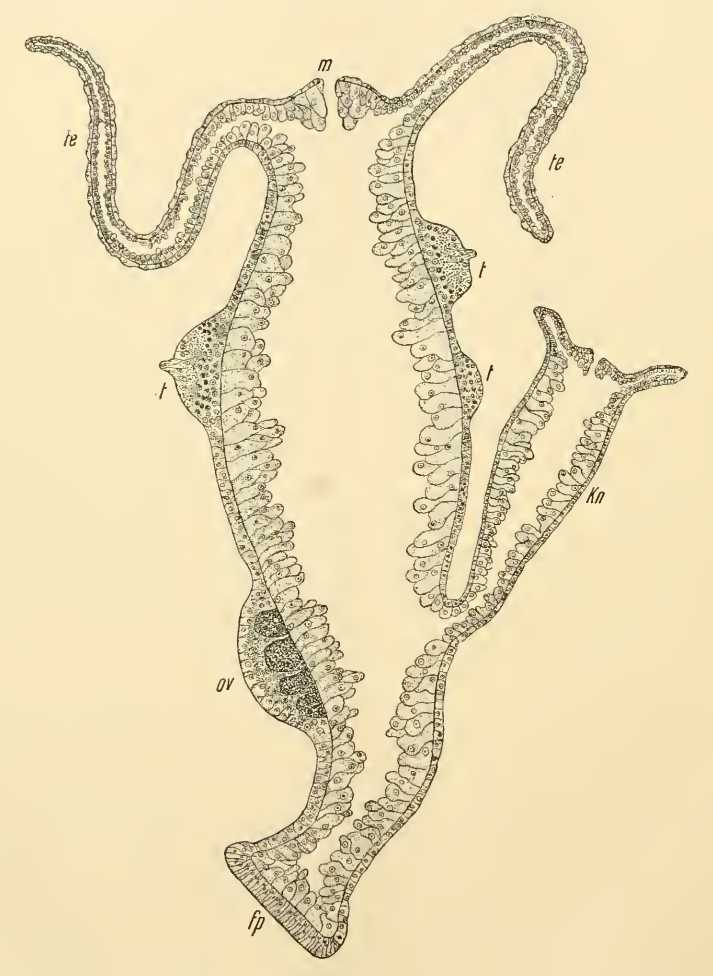


Fig. 392. Längsschnitt einer Hydra in Knospung (*kn*) und geschlechtlicher Fortpflanzung, etwas schematisirt. (Nach ADERS, 1903.)
fp Fussplatte, *kn* Knospe, *m* Mundöffnung, *t* Hoden, *te* Tentakel, *ov* Ovarium.

zunächst in die Bildung des Manubriums übergeht, die für die Meduse characteristische Schirmbildung aber erst später erfolgt (CHUN, Fig. 393 I—VI), wie aus den Untersuchungen von O. MAAS u. A. hervorgeht. Ueberhaupt fehlt bei der Entwicklung dieser Medusen der Glockenkern, der bei den echten Hydromedusen ein für die Ausbildung des Schirms und der Schirmhöhle so wichtige Rolle spielt (Fig. 386 u. 391). Schon dadurch muss sich die Entwicklung dieser Medusen

ganz anders gestalten und die frühe Ausbildung des Schirms im einen, wie sein Zurückbleiben im anderen Fall steht damit im Zusammenhang (CHUN).

Ihre Entwicklungsweise lässt die Trachy- und Narcomedusen als direct modificirte Polypen erscheinen, und da sie sich in dieser Beziehung so stark von den übrigen Hydromedusen unterscheiden, ist es fraglich,

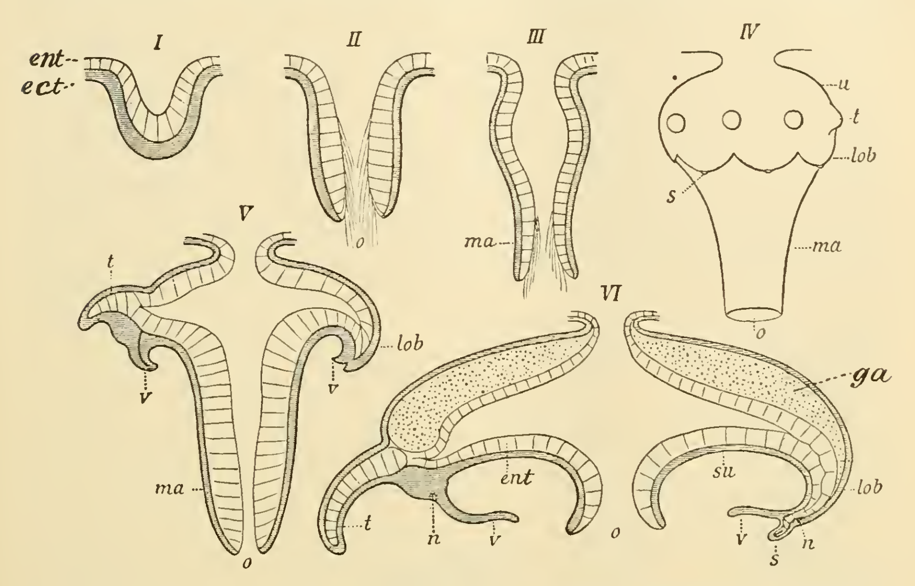


Fig. 393. Knospenentwicklung von Cunina in etwas schematisirter Darstellung. (Nach CHUN, BRONN's Classen und Ordn.)

I junge Knospe. *II—IV* Umbildung zum Manubrium (*ma*), am Grunde Andeutung des Schirms (*u*), Auftreten der Schirmlappen (*lob*) und Tentakel (*t*). *V* und *VI* weitere Umbildung zur Meduse. *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *ga* Gallerte, *lob* Schirmlappen, *ma* Manubrium, *n* Nervenring, *o* Mundöffnung, *s* Sinneskölbchen, *su* Subumbrella, *t* Tentakel, *u* Umbrella, *v* Velum.

ob sie auf dem gleichen Weg wie diese zu Stande gekommen sind. Immerhin wird man, wenn man nicht auf dem neuerdings von GOETTE in so entschiedener Weise vertretenen Standpunkt steht, für die Entstehung auch dieser Medusen einen Generationswechsel anzunehmen geneigt sein. Freilich ist er nicht mehr vorhanden, denn die Polypenform ist unterdrückt und nur noch aus den Jugendzuständen zu erkennen.

Die zuletzt besprochenen Fragen nach dem Zustandekommen der Medusen, ihre Beziehungen zum Polypen und Hydroidenstock, dem Generationswechsel und dessen Fehlen bei Hydrarien und Trachymedusen fanden wegen ihrer grossen Bedeutung für die Hydroiden, wie für die Cölenteraten im Allgemeinen schon bei den früheren Autoren, von denen wir nur AGASSIZ, CLAUS, ALLMAN, WEISMANN nennen, eine eingehende Behandlung. Neuerdings sind sie dann auf Grund ausgedehnter Untersuchungen in einer ebenfalls höchst eingehenden Weise von GOETTE (1907) wieder aufgenommen und auch von anderen Autoren (WOLTERECK, 1905, HADZI, 1910, A. KÜHN, 1910) behandelt

worden. Hier konnten nicht alle Seiten der wichtigen Frage berührt werden, weshalb auf die genannten Autoren, wie auch auf CHUN's ausführliche Darstellung (Cölenteraten in BRONN's Classen und Ordn.) verwiesen sei.

Entstehung der Knospen am Polypen- und Medusenkörper, sowie ihre Beziehungen zu diesem.

Die Frage nach den Beziehungen der Knospe zum Mutterorganismus muss hier noch berührt werden, da sie von allgemeiner Bedeutung und für die Beurtheilung dieser Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Wichtigkeit ist. Die Knospenanlage wurde schon früher als eine Ausstülpung der Körperwand unter Betheiligung beider Blätter bezeichnet (Fig. 380, 386 u. 390). Sie kann mit einer leichten Verdickung des äusseren Blattes beginnen (Fig. 394 *A*), die sich dann erhebt und in welche eine Ausbuchtung des Entoderms nachdrängt Fig. 394 *B* u. *C*). Indem sich dieser Process fortsetzt, wird die Knospenanlage umfangreicher (Fig. 394 *D* u. *E*) und erlangt jene schon früher (p. 532 u. 538) besprochenen Differenzirungen, die zur Ausbildung eines Hydranthen, bezw. der Meduse oder Gonophore führen.

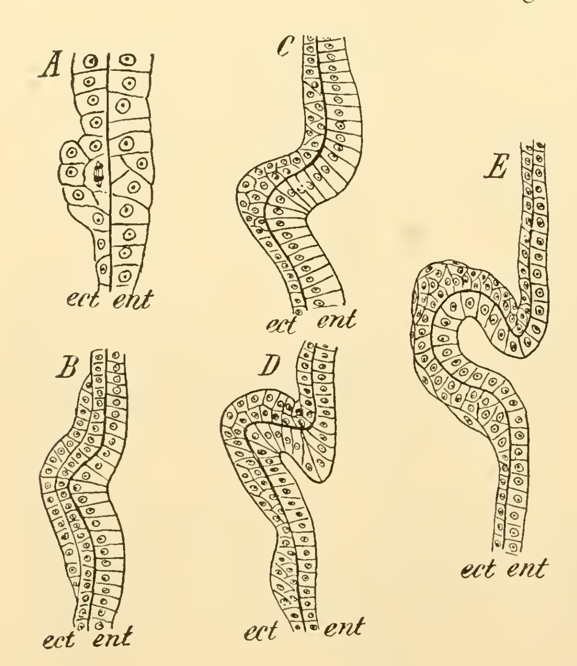


Fig. 394. Entstehung einer (Gonophoren-)Knospe bei Obelia gelatinosa. (Nach O. SEELIGER, 1894.)

A Beginn der Knospung, *B* und *C* Verdickung des Ectoderms und Ausbuchtung beider Schichten, *D* und *E* fortschreitende Ausbuchtung und Vorwölbung der Knospe, Fortsetzung des Gastrovascularraums in diese. Das Ectoderm (*ect*) erscheint mehrschichtig. *ent* Entoderm.

Obwohl diese Art der Knospenbildung unbedingt sicher erschien und durch wiederholte Beobachtungen gestützt wurde, erfuhr die Knospenanlage dennoch, und zwar unter dem Einfluss theoretischer Erwägungen eine andere Beurtheilung.

Auf Grund seiner Determinantenlehre erschien es WEISMANN sehr unwahrscheinlich, dass sein zur Bildung der Knospen Veranlassung gebendes „Knospungskeimplasma" auf beide Keimblätter vertheilt sei, vielmehr glaubte er annehmen zu dürfen, dass es sich nur in einem, und zwar in demjenigen Keimblatt vorfände, welches bei den Hydroidpolypen auch die Keimzellen aus sich hervorgehen lässt, nämlich im Ectoderm. Hier würde dann eine Zelle, welche die betr. Determinanten enthält, durch

ihre Theilung zur Bildung eines Zellcomplexes Veranlassung geben, der die Knospe zu liefern hat. Diesen Erwägungen folgend fand ALB. LANG bei Hydra und anderen Hydroidpolypen die Knospenanlage auf einen ganz kleinen Bezirk des Ectoderms beschränkt, von welchem aus die zur Knospenbildung führende Zellvermehrung nach innen zu fortschreitet, so dass diese Zellenwucherung die Stützlamelle durchbricht und hier die innere Schicht der Knospe (Entoderm) bildet. Erst später entsteht in der bisher soliden Knospenanlage eine Aushöhlung als Fortsetzung des Gastrovascularraums (A. WEISMANN, Keimplasma, p. 207, A. LANG, 1892).

Von dem bestimmten theoretischen Standpunkt sehr verlockend, hielt die Annahme einer derartigen Form der Knospenbildung der objectiveren Beurtheilung dennoch nicht Stand, sondern die besonders auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen, sowie mehr nebenbei gemachten Wahrnehmungen von BRAEM, SEELIGER, SCHAUDINN, PAULY, BILLARD u. A. zeigten, dass die Knospenbildung bei den Hydroidpolypen, ganz der früheren Auffassung entsprechend, von beiden Blättern her erfolgt. Beide Blätter können sich schon sehr bald falten, so dass der Gastrovascularraum sich in die Knospenanlage fortsetzt, aber auch wenn diese Anfangs solid erscheint und der Hohlraum erst später in sie eintritt, lassen sich doch an ihr die beiden den Keimblättern angehörenden Schichten unterscheiden. Die Knospenbildung geht also von ihnen beiden aus und beginnt jedenfalls mit einer Anzahl von Zellen; von ihrer Zurückführung auf eine Zelle kann somit nicht die Rede sein. Damit ist die immer wieder versuchte und wegen der bei manchen Hydroidpolypen, z. B. gerade bei Hydra, recht übereinstimmenden Stellung der Knospenanlagen und Ovarien ziemlich nahe liegende Herleitung der Knospen von Eizellen hinfällig geworden. Auf dem Wege einer parthenogenetischen Eientwicklung, wie sie manchen Forschern als Deutung dieses Vorganges vorschwebte, können die Knospen somit nicht zu Stande gekommen sein.

Ganz neuerdings wird die Knospung bei Hydra von HADZI (1909) in einer Weise dargestellt, die man vielleicht eine vermittelnde nennen könnte. Nach seinen Beobachtungen, die er ausdrücklich auf Hydra beschränkt, entsteht die Knospe nicht eigentlich durch Ausstülpung beider Blätter, sondern in Folge einer starken Wucherung der unter dem Ectoderm gelegenen (subepithelialen), indifferenten und für „embryonal“ gehaltenen Zellen. Diese wandern in Menge zwischen die Zellen des Ectoderms sowohl wie des Entoderms ein, so dass beide Blätter an den Stellen, wo die Knospenbildung erfolgen soll, gewissermassen eine Verjüngung erfahren und somit zur Hervorbringung einer Knospe befähigt werden. Den subepithelialen Zellen ist auch sonst schon eine Bedeutung für den Zellenersatz zugeschrieben worden, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie auch bei der Knospung eine wichtige Rolle spielen mögen, doch sind anscheinend auch dann noch beide Blätter an der Knospenbildung betheiligt, abgesehen davon, dass solche Ueberwanderungen von Zellen immer schwer zu controlliren sind.

Auf die zuletzt besprochenen Auffassungen von der Entstehungsweise der Knospen würden wir nicht so ausführlich eingegangen sein, wenn nicht für andere Objecte in dieser Richtung sehr bestimmte Angaben vorhanden wären. Es handelt sich dabei um die Knospung verschiedener Medusen und besonders der Margeliden, die auch insofern vor Allem in Betracht kommen, als CHUN, von dem diese An-

gaben herrühren, sich in sehr entschiedener Weise gegen die rein ectodermale Entstehung der Knospen bei den Polypen aussprach. Bei den Margeliden hingegen könnte nach CHUN's eingehender Darstellung kein Zweifel darüber obwalten, dass die Knospenanlage ausschliesslich ectodermaler Natur ist.

An der Stelle, wo sich am Manubrium von Lizzia oder Rathkea eine Meduse bilden soll, entsteht eine Verdickung des Ectoderms (Fig. 395 *A*), die durch die Stützlamelle scharf von dem darunter liegenden hohen Epithel des Entoderms geschieden ist. Von dessen Betheiligung an der Knospenbildung etwa in Form einer Vorwölbung kann nach CHUN's Angaben nicht die Rede sein, vielmehr wird das Knospenentoderm von den tieferen Schichten der Ectodermwucherung geliefert. Hier ordnen sich die Zellen zu einem Polster und später zu einem regelmässigen Epithel, indem zwischen ihnen ein Hohlraum entsteht (Fig. 395 *B*). Letzterer steht aber weder auf diesem frühen,

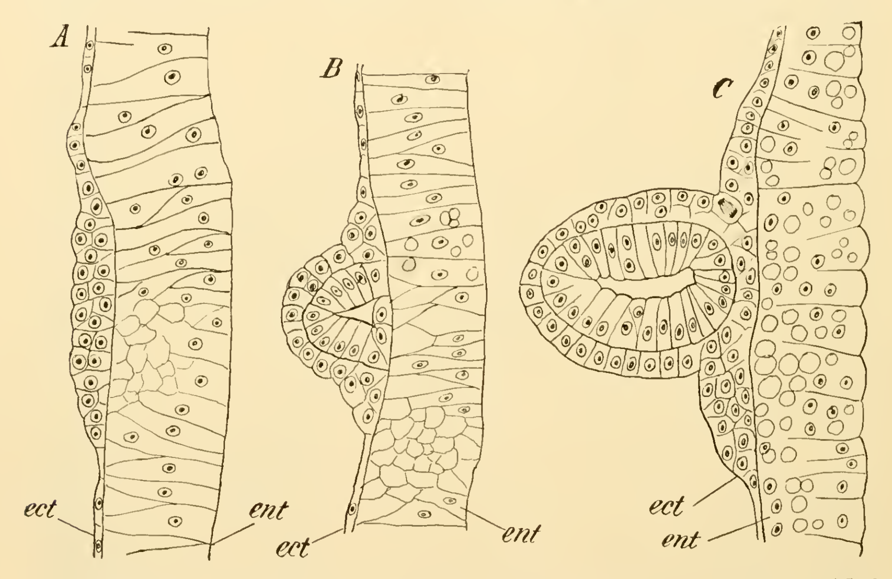


Fig. 395. Ectodermale Knospenbildung bei Rathkea octopunctata. (Nach CHUN, 1896.)

A Verdickung des Ectoderms, *B* Auftreten der inneren Lage, *C* deren weitere Ausbildung; *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm der knospenden Meduse.

noch auf einem späteren Stadium der Knospenbildung in irgend welcher Verbindung mit dem Gastrovascularraum der Meduse (Fig. 395 *C*), sondern der Durchbruch tritt erst später ein. Danach würde also das Entoderm des Nachkömmlings und somit dieser in seiner Gesammtheit aus dem Ectoderm des Mutterthieres hervorgegangen sein, wie dies in ganz übereinstimmender Weise für eine nahe verwandte Meduse, Cytaeis minima, durch die späteren Untersuchungen von G. TRINCI (1903) bestätigt und durch Beigabe von Bildern, welche denjenigen CHUN's völlig gleichen, erwiesen wurde.

Durch die Nichtbetheiligung des inneren Keimblattes erscheint die Knospenbildung der Margeliden principiell verschieden von derjenigen anderer Medusen und Polypen. Ueber die Auffassung dieses abweichenden

Verhaltens Bestimmtes auszusagen, erscheint schwierig, solange man keine Uebergänge dazu kennt. Dass es sich um ursprüngliche Verhältnisse handelt, dürfte nach der Art des Vorkommens dieser Knospungsform wenig wahrscheinlich sein. Ebenso ist mit der Annahme embryonaler Bildungsheerde im Ectoderm, wie sie am Ende gemacht werden muss, nicht viel gewonnen; übrigens führt sie zu ähnlichen Anschauungen, wie sie von WEISMANN vertreten, von den Beobachtern der Knospungserscheinungen jedoch sehr entschieden bekämpft wurden. Die hierbei wieder auftretende Möglichkeit einer Zurückführung der knospenbildenden Ectodermwucherung auf eine einzige Zelle, wie sie in der That früher vermuthet und mit der geschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung gebracht wurde, stellt CHUN ganz ausdrücklich in Abrede.

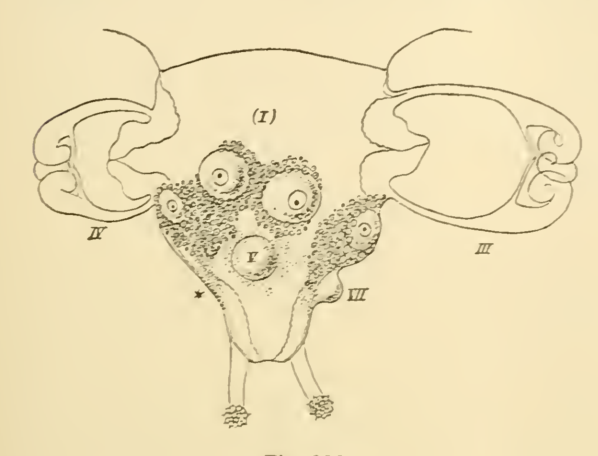


Fig. 396.

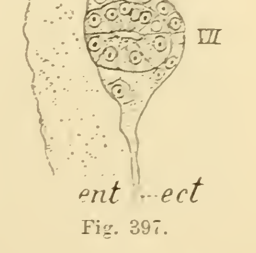


Fig. 397.

Fig. 396. Manubrium einer weiblichen Lizzia Claparèdei mit Knospen und Eiern. *I* Region der ältesten, schon abgefallenen Tochterknospe, *III* älteste der vorhandenen Knospen, *IV* etwas jüngere Knospe, *V* und *VII* noch jüngere, unentwickelte Knospen, an der Stelle des Sterns * würde sich (nach dem Knospungsgesetz) die Knospe *VIII* gebildet haben. Im Ectoderm des Manubriums eine Anzahl Eier, umgeben von jungen Keimzellen. (Nach F. BRAEM, 1908.)

Fig. 397. Medianschnitt durch das Manubrium von Lizzia Claparèdei. (Nach F. BRAEM, 1908.)

Unten Knospe *VII*, darüber das Ovarium mit einem älteren Ei (*ov*), *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm.

Bis hierher war die Darstellung der eigenartigen, rein ectodermalen Knospung und unsere Anschauung von ihr längst niedergeschrieben, als neuerdings (Biol. Centralbl. vom 15. December 1908) eine Mittheilung von F. BRAEM erschien, welche sich mit dieser Frage eingehend beschäftigt und sie abermals in eine neue Beleuchtung rückt. Ohne an unserer Darstellung etwas zu ändern, denn die für die Beurtheilung der Knospungserscheinungen ungemein wichtige Frage kann auch jetzt noch nicht als spruchreif gelten, fügen wir die sehr interessante Beobachtung des in diesen Dingen besonders competenten Forschers hier an. Auch er bestätigt die ausschliesslich ectodermale Entstehung der Knospen bei den Margeliden, erklärt sie aber dadurch, dass hier eine Beziehung zu

den Geschlechtszellen vorläge, d. h. also auf eine Weise, die vorher nicht (und auch nicht von ihm selbst) als wahrscheinlich angesehen wurde.

Wie bei anderen Hydrozoen, entstehen die Eier bei den Margeliden im äusseren Blatt, und zwar an den nämlichen Stellen, wo vorher die Knospen gebildet wurden, denn die geschlechtliche folgt hier auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung (Fig. 396 u. 397). Die Knospenanlagen „liegen in der Keimbahn", und Braem zögert nicht, sie auf die Keimzellen zurückzuführen. Somit würde also in diesem Falle, wie es früher sehr entschieden in Abrede gestellt wurde, die Knospe aus einer einzigen Zelle hervorgehen, wie Weismann es wollte, nur dass diese Zelle selbst eine Keimzelle wäre. Man würde es hier also mit einer „Gonoblastie" im Gegensatz zu der gewöhnlichen „somatoblastischen" Knospenbildung zu thun haben (Braem). Die weiter oben (p. 553) zurückgewiesene Annahme einer Herleitung der Knospen von parthenogenetischen Eiern würde durch Braem's Beobachtung eine Stütze erhalten und Claparède's Angabe über die Entwicklung von Eiern zu Medusen im Ovarium von Lizzia Claparèdei erschiene in neuem Lichte. Jedenfalls wäre es von ganz besonderem Interesse und sehr wichtig, über diese Verhältnisse weiteres zu erfahren.

Knospung an Medusen.

Wenn vorher hauptsächlich von solchen Knospungsvorgängen die Rede war, welche an Polypen und Polypenstöckchen zur Bildung von Polypen, Medusen und deren verschiedenartigen Modificationen führen, so musste doch bereits einige Male auf die Knospung an Medusen Bezug genommen werden. Während diejenige an Polypen eine sehr verbreitete Erscheinung ist und sowohl zur Entstehung von Einzelpolypen, wie von Hydroidenstöckchen mit ihren Hydranthen, Medusen, Gonophoren etc. Veranlassung giebt, kommt die Knospung an Medusen verhältnissmässig weit seltener vor und findet sich mehr bei den Anthomedusen, als bei den Leptomedusen. Bei Vertretern der ersteren Abtheilung wurde eine besonders bei Margeliden und Sarsiaden (Cytaeis, Rathkea, Lizzia, Sarsia u. A.) am Magenrohr und an der Basis der Tentakeln, bei Leptomedusen (Eucope, Gastroblasta) ebenfalls am Magenrohr, sowie am Schirmrand und an den Radiargefässen beobachtet.

Das Ergebniss der Knospung ist immer eine Meduse. Während die Polypen durch Knospung Medusen hervorbringen, scheinen die Medusen umgekehrt nicht in der Lage zu sein, auf ungeschlechtlichem Wege Polypen zu erzeugen. Bekanntlich wurde diese Thatsache nach der Richtung verwerthet, dass die Polypen phyletisch älter seien als die Medusen und diese von ihnen herstammten, welche Auffassung mit den in den vorhergehenden Abschnitten gegebenen Erörterungen übereinstimmt. Einen Fall, in welchem das Hervorknospen eines Gonanthen (Blastostyls mit Gonangium) aus den Gonaden einer Meduse (Epenthesis von Brooks) beschrieben und als Entwicklung aus Keimzellen („Sporogonie") gedeutet wurde, führte Chun in sehr einleuchtender Weise auf Parasitismus zurück, wie er bekanntlich auch sonst bei Polypen und Medusen vorkommt (Bronn's Classen u. Ordn., p. 228).

Von der Entstehung der an Medusen auftretenden Knospen, sowie von den sich zur sonstigen Medusenknospung ergebenden Differenzen ist bereits vorher die Rede gewesen (p. 552 u. 554). Was

nun den Ort und die Zeit ihres Auftretens, ihre Aufeinanderfolge u. s. w. betrifft, so walten in dieser Beziehung recht complicirte Verhältnisse ob, welche durch CHUN (1895 und Coelenterata, p. 228 ff.) eine eingehende Behandlung erfuhren. Hier sei nur das besonders instructive Verhalten der Sarsiiden erwähnt, bei welchen die Knospung an der Basis der Tentakeln oder am Manubrium erfolgt. Betrachten wir die letztere Form der Knospenbildung, wie sie von CHUN bei Dipurena beobachtet wurde, so fand er das proximale und distale Ende des sehr langen Manubriums von Knospen frei (Fig. 398). Während am letzteren die Knospen erst angelegt werden, sind sie am proximalen Ende schon weit ausgebildet und unter Umständen bereits zur Ablösung gelangt (Fig. 398); die Knospen nehmen also distalwärts an Alter und Grösse ab. Das gleiche gilt auch für die Ersatzknospen, welche sich am Grunde der Medusenknospen finden.

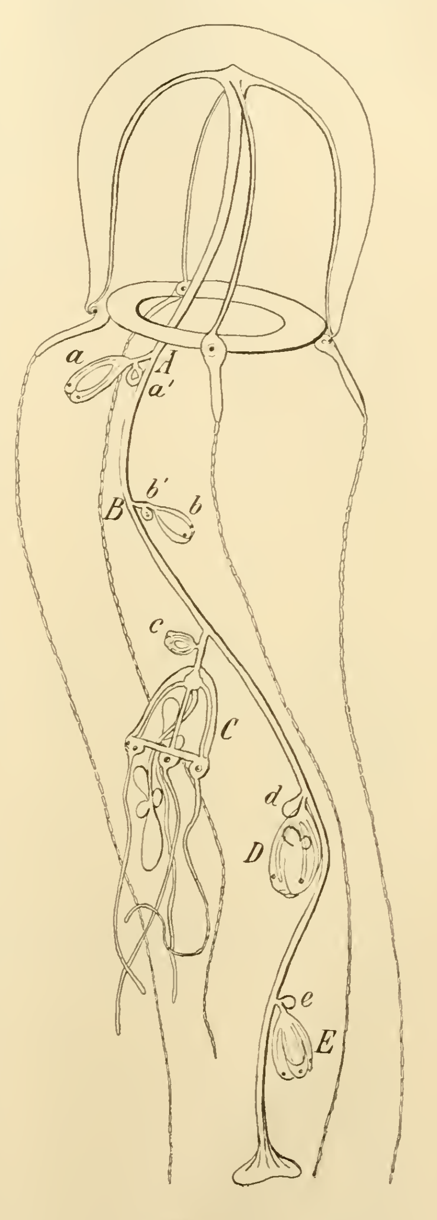


Fig. 398. Eine Sarsiade, Dipurena dolichogaster, mit 5 Knospungsgruppen an dem langgezogenen Manubrium. *A—E* Tochterknospen (diejenigen bei *A* und *B* sind bereits abgelöst), *a—e* Ersatzknospen 1. Grades, *a'*, *b'* Ersatzknospen 2. Grades. An der Tochtermeduse *C* ist das Manubrium bereits wieder mit neuen Knospen versehen. (Nach CHUN, 1895.)

Durch das Auftreten der Ersatzknospen kommen Gruppen von knospenden Medusen zu Stande, deren sich am Manubrium bis zu sieben finden können und von denen sich dann die jungen Medusen ablösen. Ehe dies geschieht, sind die durch Knospung erzeugten Individuen ihrerseits schon wieder zur Knospung befähigt, und so findet man am Manubrium der Tochterknospen bereits Enkelknospen vor (Fig. 398 *C*).

Unter einem davon recht abweichenden Bild vollzieht sich die Knospung bei den Margeliden, wie zuerst durch M. SARS festgestellt und später von CHUN (1895) genauer untersucht, sowie durch TRINCI (1903/4) bestätigt wurde. Ueber die eigenartige Entstehung der Knospen am Manubrium dieser Medusen wurde auf Grund der Unter-

suchungen der letztgenannten Autoren und F. BRAEM's (1908) bereits gesprochen (p. 554 u. Fig. 395—397); die Vertheilung der unter Umständen recht zahlreichen Knospen ist eine sehr regelmässige. Der Basis des Manubriums genähert tritt in dessen Umkreis ein Kranz verschieden alter, interradial gestellter Knospen auf, deren beide ältesten nicht neben einander, sondern einander gegenüber liegen (Fig. 396 u. 399), so dass die beiden weniger weit entwickelten Knospen des Kranzes durch sie getrennt werden und folgende Formel für ihre Anordnung gilt:

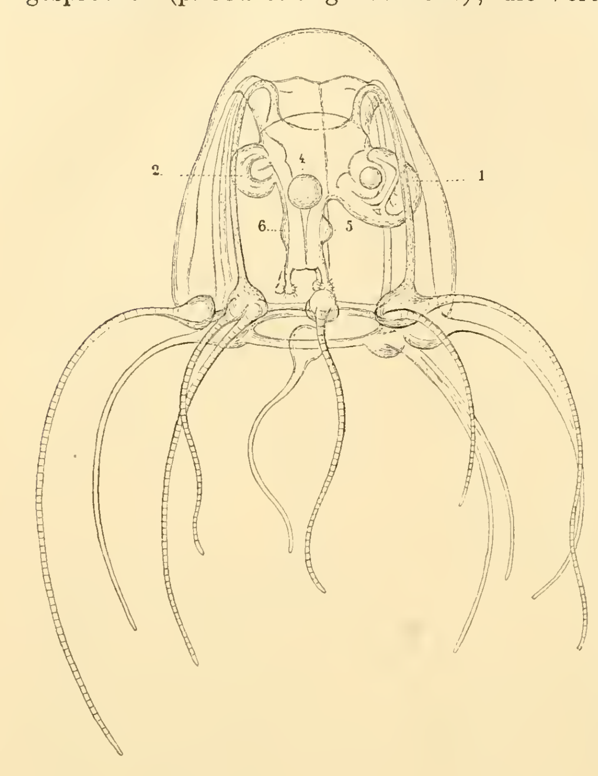


Fig. 399. Lizzia Claparèdei mit 2 Knospenkreisen (*1—4*, *5* u. *6*). Die perradialen Tentakelbulben tragen 2, die interradialen, kleineren Bulben nur einen Tentakel. An der Spitze des Manubriums stehen die Mundgriffel. (Nach CHUN, 1895).

1

3 4

2

Dem ersten Knospenkreis folgt distalwärts ein zweiter (Fig. 399), womit es bei kleineren Medusen wie Lizzia Claparèdei sein Bewenden hat, während bei anderen Margeliden, wie z. B. Rathkea octopunctata, auf den zweiten noch ein dritter und bei grösseren Individuen noch ein vierter Knospenkreis folgt. In allen sind die Knospen wie in dem ersten Kreis alternirend, bezw. kreuzweise opponirt und so aufgestellt, dass die ältesten, bezw. zweit-, dritt- und viertältesten Knospen eines Kreises genau unter den entsprechenden Knospen des vorausgehenden Kreises stehen. Daraus ergiebt sich dann das von CHUN für das Knospungsgesetz der Margeliden entworfene Schema (Fig. 400), dessen grössere Kreise nach der Basis, dessen kleinere Kreise mehr nach der Spitze des Manubriums zu gelegen sind.

Ihrem Alter nach lösen sich die Knospen vom Manubrium ab; Ersatzknospen wie bei den Sarsiaden giebt es hier nicht, dagegen

gehen wie bei diesen die noch am Manubrium des Mutterthieres sitzenden Medusen schon wieder in die Knospenbildung über. Die frei gewordenen Medusen bilden dann die Keimzellen aus; die geschlechtliche Fortpflanzung folgt also auf die ungeschlechtliche, doch kommt es auch vor, dass dieselbe Meduse Geschlechtsproducte entwickelt und sich gleichzeitig durch Knospung vermehrt (Chun), wodurch dann die schon früher (p. 556) besprochenen vermeintlichen Beziehungen zwischen Knospen und Keimzellen noch augenfälliger werden.

Bei der oben genannten andersartigen Orientirung der Medusenknospen am Schirmrand, an der Tentakelbasis oder an den Radiärgefässen ergeben sich für die Aufeinanderfolge der Knospen andere Verhältnissse, die aber hier nicht im Einzelnen besprochen werden können.

Unter der Voraussetzung, dass die sich durch Knospung vermehrenden Medusen von einem Hydroidenstock herstammen, würden also im Lebenscyclus der Species auf die knospenden Polypengenerationen eben solche der Medusen folgen und dann erst würde sich die Geschlechtsgeneration anschliessen, abgesehen davon, dass diese auch schon durch die knospende Meduse repräsentirt sein kann. Aus ihren Eiern geht sodann die Planulalarve hervor, welche zum jungen Polypen wird und den neuen Stock gründet. Durch das Auftreten mehrfacher Medusengenerationen wird also der Lebenscyclus wie das Bild des Generationswechsels noch complicirter.

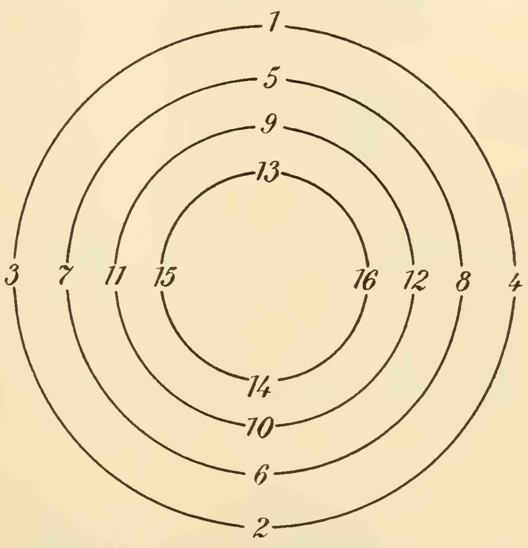


Fig. 400. Schema der Knospenfolge bei den Margeliden. Die Zahlen bezeichnen die Aufeinanderfolge der Knospen im Alter wie in Fig. 399 die grösseren Kreise liegen proximal, die kleineren distal am Manubrium. (Nach Chun, 1895.)

Scyphomedusen.

Knospung am Scyphopolypen. Die vielfach als terminale Knospung bezeichnete, bei der Fortpflanzung der Scyphomedusen eine so wichtige Rolle spielende Strobilation wurde bereits früher (p. 499) besprochen. Die eigentliche (laterale) Knospung kommt für die Scyphomedusen nur wenig in Betracht und äussert sich in einer mit dem Knospungsvorgang der Hydroidpolypen ziemlich übereinstimmenden Weise. Am Scyphistoma treten kleine höckerförmige Erhebungen auf, die mit ihrem Grösserwerden Mundöffnung und Tentakeln erhalten, also neue Scyphopolypen bilden, die zunächst mit dem Mutterthier zu kleinen Stöckchen vereinigt bleiben können

(Fig. 401 *B*) oder sich schon bald loslösen und zu selbständigen Scyphistomen werden (Sars, Agassiz, Claus, Goette, Lacaze-Duthiers, Hadzi). Von der ebenfalls in ähnlicher Weise wie bei den Hydroidpolypen vorkommenden Stolonenbildung soll noch im Zusammenhang mit jenen die Rede sein (p. 568).

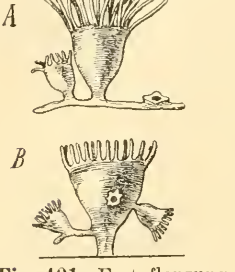


Fig. 401. Fortpflanzung des Scyphistoma, *A* durch Stolonenbildung, *B* durch seitliche Knospung. (Nach M. Sars.)

Bei der geschilderten Art der Scyphistomen-Knospung (Fig. 401) sitzen die neu entstandenen Polypen mit dem basalen Ende fest, welches bei ihrer Bildung zugleich dem proximalen Ende entsprach, und sie nehmen noch in Verbindung mit dem Stammthier dessen Gestaltung an. Beides soll sich nicht immer so verhalten; so beobachtete Goette bei Cotylorhiza tuberculata, dass die am Scyphistoma entstehende Knospe nicht mit dem späteren basalen Ende, sondern vielmehr mit dem Mundpol am Stammpolypen festsass (Fig. 402 *A—B*). Dabei drängt sich die Vermuthung auf, als ob man es hier mit einem regulatorischen Vorgang zu thun haben könnte, nämlich so, dass vielleicht in Folge einer Verletzung eine wenig umfangreiche Partie des Polypen eine gewisse Selbstständigkeit gewann und sich zu einem vollständigen, nur kleineren Polypen ergänzte.

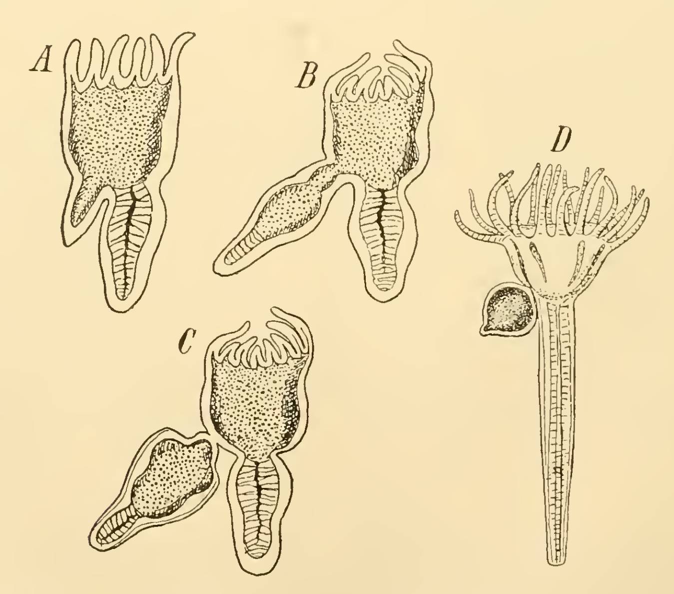


Fig. 402. *A—C* Knospenbildung des Scyphistoma von Cotylorhiza tuberculata in drei auf einander folgenden Stadien. (Nach A. Goette, 1887.) *D* Scyphistoma von Cotylorhiza mit einer Knospe, die sich bald nachher als flimmernde Larve ablöst. (Nach Claus, 1892.)

Der ganze Vorgang würde dann mehr einer durch Abspaltung eines kleineren Theilstückes zu Stande kommenden Längstheilung vergleichbar sein.

Es ist aber auch von anderer Seite beschrieben worden, dass vom Scyphistoma aus entstehende Polypen nicht mit dem basalen, sondern mit dem oralen Ende ihm ansässen. Freilich sind dies weniger leicht controllirbare, nämlich solche Fälle, in denen die am Scyphostoma entstehenden und sich loslösenden Knospen dabei noch nicht die Polypenform annehmen, sondern etwa die Gestalt einer Planula besitzen, wie dies z. B. bei Cotylorhiza und Cassiopea von Claus und Bigelow beobachtet wurde (Fig. 402 *D*). Die einige Zeit sich frei bewegenden „Planulae" setzen sich später fest und bilden sich zu Scyphistoma-Polypen um. Die schon vorher entstehende Mundöffnung soll nach Bigelow an dem (proximalen) Ende der noch frei schwimmenden Larve entstehen, mit dem sie früher am Scyphistoma festsass, so dass diese Angabe also mit Goette's Beobachtung an Cotylorhiza (Fig. 402 *A*—*C*) übereinstimmen würde.

Dauerknospen. Wenn auch nicht ganz in diesen Zusammenhang gehörig, muss hier eine Erscheinung besprochen werden, welche erst kürzlich durch mehrfache, von Hérouard (1907—1909) angestellte Beobachtungen bekannt geworden ist. Es handelt sich dabei um die Bildung von „Dauerknospen", die von einer chitinigen Kapsel umgeben werden und somit eine gewisse Aehnlichkeit mit den Gemmulae der Poriferen und den Statoblasten der Bryozoen zeigen (p. 486 u. 671). Bei einem Scyphistoma, wahrscheinlich der „Hydra tuba" von Dalyell, bemerkte Hérouard am unteren Theil der Fussscheibe die Bildung einer knospenartigen Erhebung, die sich durch eine Ringfurche abschnürt und um die dann die Chitinhülle abgeschieden wird. Solche Dauerknospen können mehrere nach einander gebildet werden, indem der Polyp von der vorher gebildeten „Cyste" wegrückt und dann eine neue in derselben Weise entsteht. Sie zeigen eine leicht konische, gegen die Unterlage abgeplattete, nach oben convexe Form (Fig. 403 *f x*) und ihr zelliger Inhalt gleicht etwa der Blastula, wie sie aus der Entwicklung der Hydra bekannt ist. Nach Durchlaufen eines Ruhestadiums geht aus ihnen ein erst nur mit wenigen Tentakeln versehener Polyp hervor, dessen Tentakelzahl sich bald vermehrt und der zu einem jungen Scyphistoma wird, welches sich weiterhin so wie andere Scyphopolypen verhält.

Diese eigenartige Form der Fortpflanzung lässt sich wohl am besten der Abschnürung kleiner Theilstücke vom Körper anschliessen, wie sie als Fragmentation, Laceration, Frustulation u. s. w. von anderen Cölenteraten bekannt ist (vgl. p. 571). Wenn ein solches Theilstück knospenartig gebildet und von einer Hülle umschlossen wird, ist das bei jenen Scyphistomen beobachtete Verhalten gegeben. Bei ihnen scheint sich diese Art der Fortpflanzung in den sonstigen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungscyclus einzufügen. Dieser complicirt sich dadurch noch mehr; erläutert wird er in sehr instructiver Weise durch die in Fig. 403 wiedergegebene Abbildung Hérouard's, in welcher die auf geschlechtlichem Wege erzeugte Planulalarve zum Scyphistoma auswächst (*a b c d*) und dieses sich durch Knospung vermehrt (*d e n*). Das Scyphistoma kann aber auch Dauerknospen hervorbringen (*c f x*), die dann wieder junge Polypen liefern (*x b*). Endlich aber tritt auch die Quertheilung ein (*c g*), welche zur Strobilation und Abschnürung der Ephyren führt (*g h k l*), womit dann die Geschlechtsgeneration (*l m*) erreicht ist.

Es ist von grossem Interesse, dass Dauerzustände, wie sie von den Spongien und Bryozoen bekannt sind, auch bei diesen ganz andersartigen Formen vorkommen, doch wird man vor Abgabe eines endgültigen Urtheils immerhin noch genauere Mittheilungen über die Entstehung der „Dauerknospen“ und ihr Verhältniss zum Mutterthier abwarten müssen.

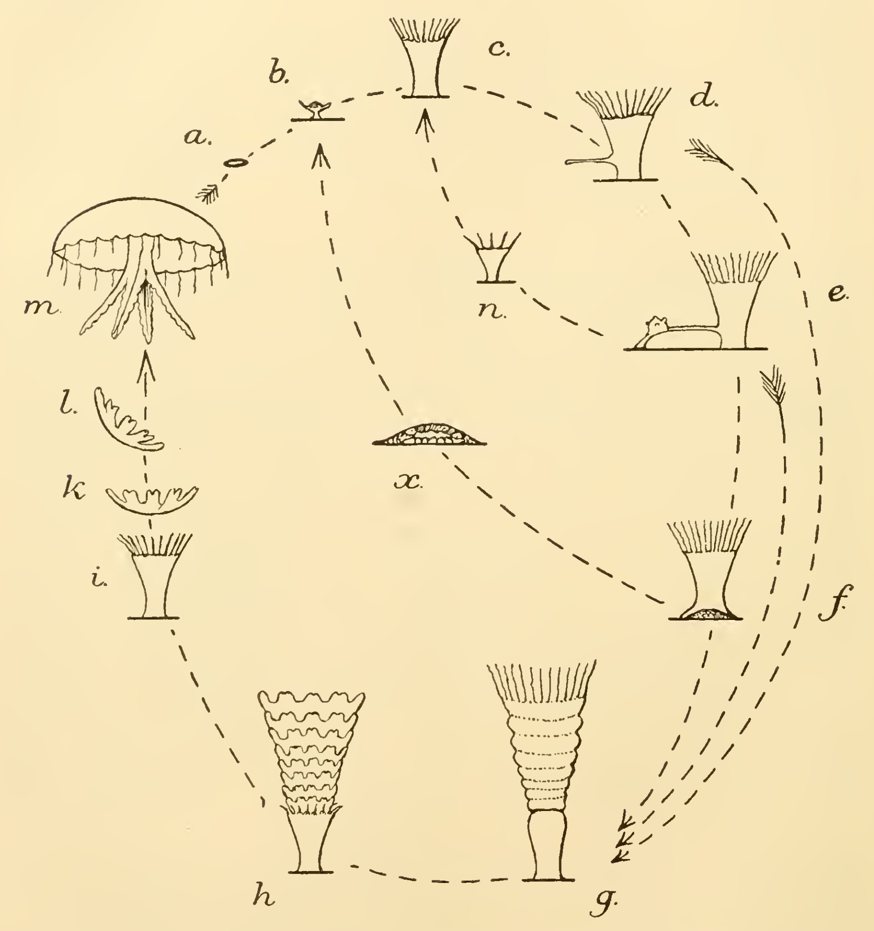


Fig. 403. Cyclus der Fortpflanzung eines Scyphistoma. (Nach HÉROUARD, 1909.)

a b c d e n Planulalarve, Scyphistoma und dessen Knospung, *c f x b* Scyphistoma, Dauerknospenbildung, junges Scyphistoma, *a b c . . . . . g h i . . . k l m* Planulalarve, Scyphistoma, Strobila, Ephyrenbildung, geschlechtsreife Meduse.

Anthozoen.

Für die stockbildenden Anthozoen ist die Knospung von grösster Bedeutung. Dem äusseren Bilde nach kann sie sich auch bei ihnen ähnlich vollziehen, wie es für Hydroiden und Scyphomedusen bereits besprochen wurde; durch den complicirteren Bau der Einzelpolypen wie der Stöcke werden die Vorgänge allerdings zumal hinsichtlich

der inneren Beschaffenheit der Knospen und ihrer Beziehungen zum Stammkörper beeinflusst.

Knospung am Polypen.

Soweit dieser Punkt überhaupt Beachtung fand, betheiligen sich an der Knospenbildung beide Keimblätter, wie dies z. B. aus der älteren Untersuchung von E. B. WILSON über die Entwicklung von Renilla ersichtlich ist. Durch die zur Bildung des Mundrohrs nach innen vordringende Ectodermwucherung gestaltet sich die Knospenanlage etwas komplicirter, doch ist die Antheilnahme der beiden Keimblätter nicht zu verkennen (Fig. 404 *A* u. *B*). Die in Folge ihrer Entstehungsweise anfänglich in der Polypenwand gelegene und sogar in das Innere vorragende Knospe wölbt sich allmählich nach aussen vor und stellt eine leicht buckelförmige Erhöhung dar, die sich fortdauernd erhebt, indem sie Mund und Tentakeln zur Ausbildung bringt (Fig. 407—409).

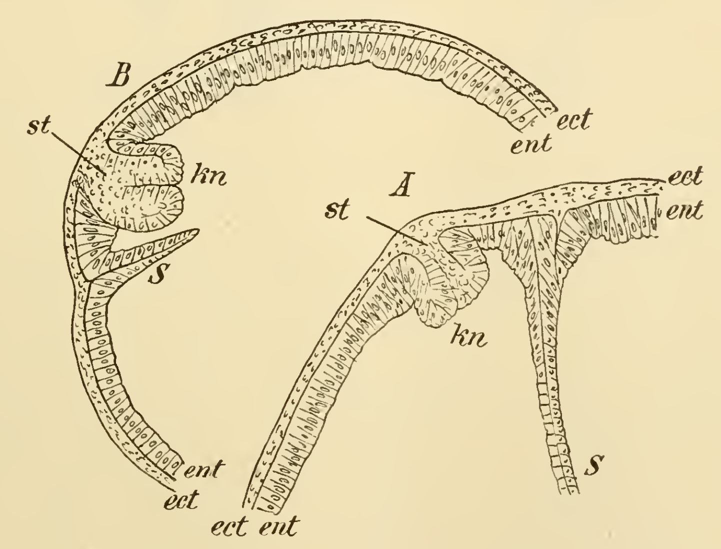


Fig. 404. Knospenbildung von Renilla reniformis in zwei frühen Stadien. (Nach E. B. WILSON, 1883.)
Theile von Querschnitten des Primärpolypen. *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *kn* Knospenanlage, *s* Septum, *st* Stomodaeum (Mundrohr).

Die Zahl der zuerst vom Primärpolypen ausgehenden und dann häufig selbst wieder knospenden Polypen kann an dem dadurch entstehenden Stock eine sehr beträchtliche werden. Nur wenige sind es bei den für gewöhnlich als Einzelthiere auftretenden Actinarien, wenn diese, wie es bei einigen den Gattungen Gonactinia, Polythoa, Epiactis, Corynactis, Actinoloba angehörigen Arten geschieht, zur Fortpflanzung durch Knospung schreiten. Dies ist z. B. bei der schon früher (p. 497) hinsichtlich ihres Theilungsvermögens erwähnten Gonactinia prolifera der Fall, bei welcher gelegentlich, wenn auch selten, das Auftreten einer seitlichen Knospe beobachtet wurde (Fig. 405 *A*, BLOCHMANN u. HILGER, 1888, CARL-

GREN, 1904). Uebrigens können bei Actinien, wenn auch anscheinend nur in seltenen Fällen, von einem Individuum aus mehrere neue durch Knospung entstehen, wie das Verhalten der Polythoa norvegica zeigt, bei welcher eine Anzahl Polypen zu einem kleinen Stöckchen verbunden bleibt (Fig. 405 *B*). Ihre Bildung geht von der Basis der Polypen aus und die Art ihres Zusammenhangs entspricht mehr der mit Knospung verbundenen Stolonenbildung anderer Cnidarier, wie übrigens auch die Laceration bei den Actinien von der Basis aus und nicht unähnlich diesem Verhalten unter Bildung von Ausläufern erfolgt (Fig. 415, p. 572).

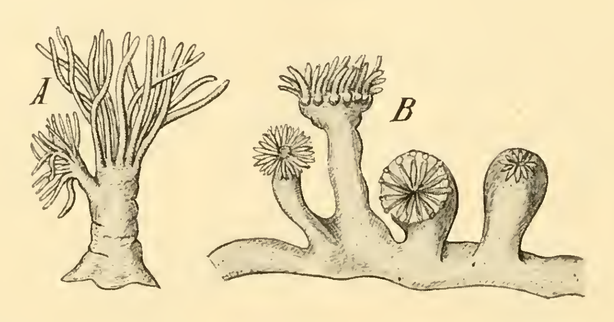


Fig. 405. *A* Gonactinia prolifera mit Knospe. (Nach BLOCHMANN u. HILGER, 1888.) *B* Polythoa norvegica (Zoanthus), Theil eines durch Knospung entstandenen Stöckchens. (Nach KOREN u. DANIELSSEN, 1877, aus ANDRES, 1884.)

Da es sich bei den Actinien um Thiere handelt, welche sich auf ungeschlechtlichem Wege hauptsächlich durch Theilung vermehren, so liegt es nahe, ihre Knospung damit in Beziehung zu bringen. Insofern die durch Theilung aus einander entstehenden Individuen nicht immer von gleichem Umfang sind, sondern zuweilen kleinere Theilstücke sich von grösseren abschnüren, liesse sich vielleicht auch hier annehmen, dass sich von oben her ein wenig umfangreicher Komplex abgespalten und dadurch zur Bildung der vermeintlichen Knospen Veranlassung gegeben hat. Solche Abspaltungen kleinerer Theilstücke, sei es dass sie Mundöffnung und Mundfeld mit betreffen oder seitlich davon, bezw. weiter nach unten hin stattfinden, sind bei den schon früher (p. 507 ff.) erwähnten Theilungsvorgängen an Metridium und anderen Actinien in der That gelegentlich beobachtet worden.

Um diese Vorgänge richtig beurtheilen zu können, müsste man freilich die Bildungsweise dieser Knospe genauer kennen. Für Gonactinia ist jedenfalls zu bemerken, dass sie sich für gewöhnlich nicht durch die hierbei in Betracht kommende Längstheilung, sondern durch Quertheilung vermehrt; allerdings wurde bei ihr gelegentlich eine der Längstheilung ähnliche Erscheinung beobachtet, die freilich auch auf Knospung oder ein abnormes Verhalten zurückführbar sein könnte (PROUHO, 1891; CARLGREN, 1904, p. 547). Jedenfalls drängt sich auch hier wieder die schon früher (p. 506 u. 508) berührte Frage nach den Beziehungen zwischen Knospungs- und Theilungsvorgängen auf. Dass sie besonders auch bei den Corallenpolypen in einander greifen, und es bei diesen oft schwer zu entscheiden ist, ob man es mit Theilung oder Knospung zu thun hat, wurde bei Behandlung der ersteren bereits erwähnt, so dass darauf verwiesen werden kann (p. 499 u. 511). Für die Vermehrung

der Individuenzahl eines Stockes und sein Wachsthum sind auch diese Vorgänge jedenfalls von grosser Bedeutung.

Stockbildung.

Die durch Knospung entstandenen Individuen pflegen sowohl bei den Alcyonarien wie bei den Zoantharien mit einander verbunden zu bleiben und dadurch zur Bildung des Stockes sowie zu seiner dauernden

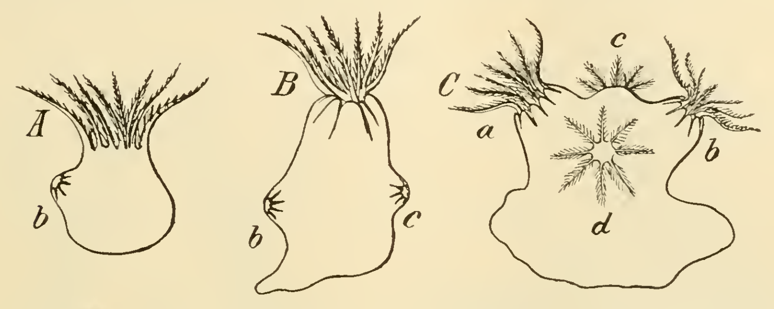


Fig. 406. *A* Primärpolyp von Corallium rubrum mit einer seitlichen Knospe, *B* mit 2 Knospen, *C* kleines Stöckchen, welches aus dem Primärpolypen (*a*) und 3 Knospen (*b*, *c*, *d*) besteht. (Nach LACAZE-DUTHIERS, 1864.)

Vergrösserung Veranlassung zu geben. Geht man auf die früheste Entstehung des Stockes zurück, so zeigt sich, dass der aus der Larve hervorgehende Primärpolyp gegen die anderen, später angelegten, ein Uebergewicht bewahren kann, dass dies jedoch nicht der Fall zu sein braucht. Bei Corallium rubrum z. B. entstehen am Primärpolypen nach einander mehrere Knospen, welche dem ersten Polypen an Grösse und Stellung bald ganz gleich zu sein scheinen (Fig. 406 *A*—*C*).

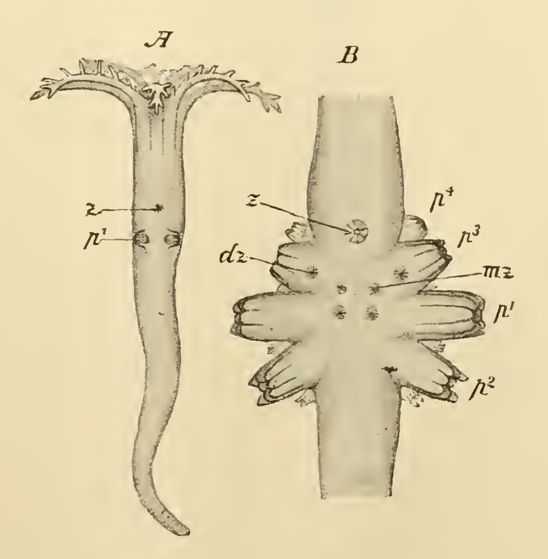


Fig. 407. Zwei Entwicklungsstadien der Kolonie von Renilla. (Nach E. B. WILSON, 1883.)
A junger Polyp mit 2 Polypenknospen (p^1) und dem Terminalzoid (*z*). *B* Mittelstück eines etwas älteren Stadiums; *dz* Dorsalzoide, *mz* Marginalzoide, p^1 p^2 p^3 p^4 Polypenknospen, *z* Terminalzoid.

Durch weitere in entsprechender Weise verlaufende Knospenbildungen nimmt das kleine Stöckchen an Umfang zu. Bei anderen Alcyonarien hingegen, so bei Renilla und Pennatula, lässt die junge Colonie den direct aus der Larve entstandenen Polypen noch lange erkennen.

Bei Renilla stellt dieser Primärpolyp sozusagen die Axe des ganzen Stockes dar und zeigt sich als besonders umfangreicher Polyp am oberen Ende des jungen Stöckchens (Axial- oder Terminalpolyp, Fig. 407 u. 408). Die von ihm bewahrte Individualität ist auch aus der Ausbildung und Vertheilung seiner Septen noch weiterhin zu erkennen (E. B. Wilson). Schon frühzeitig traten am Primärpolypen in der bereits weiter oben besprochenen Weise Knospen auf (Fig. 404 u. 407 *A*). Entsprechend der bilateral symmetrischen Gestaltung der ganzen Colonie geschieht dies in recht regelmässiger Vertheilung und

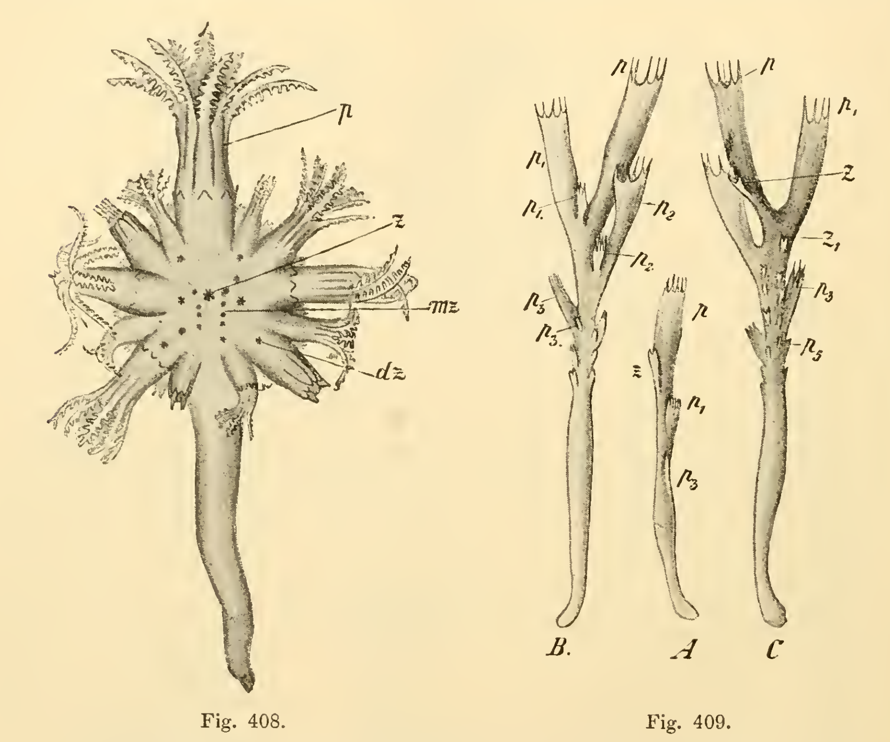


Fig. 408. Fig. 409.

Fig. 408. Etwas älteres Entwicklungsstadium der Colonie von Renilla. (Nach E. B. Wilson, 1883.) Bezeichnungen wie in Fig. 407.

Fig. 409. Junge Colonien von Pennatula phosphorea. (Nach Jungersen, 1888.)

A jüngstes Stadium, von rechts gesehen, *B* älteres Stadium von der Ventralseite, *C* dasselbe von der Dorsalseite. p Terminalpolyp, p_1 Polypen des ersten, p_2, p_3, p_4, p_5 solche des 2., 3. etc. Fiederblättchens, z Terminalzoid, z_1 sowie die darunter und daneben stehenden reihenweise und paarig angeordneten Zoide.

Aufeinanderfolge. Die Knospen treten paarweise auf, und zwar so, dass das 2. Paar dicht hinter dem ersten, das 3. Paar aber vor diesem entsteht (Fig. 407 *A* u. *B*). Weitere Knospen folgen ebenfalls paarweise und in regelmässiger Lage zu den bereits vorhandenen Knospen. Dies gilt auch für die Anlagen der Zoide, d. h. derjenigen Individuen, welche entsprechend dem in der Colonie bestehenden Polymorphismus nur eine unvollständige Ausbildung erhalten, steril bleiben und die Wasserzufuhr besorgen; auch bei ihnen unterscheidet man ein besonders umfangreiches Terminalzoid, dem die Ausfuhr obliegt, sowie

die in zwei seitlichen Reihen aufgestellten Marginalzoide, wozu dann noch weitere (Dorsalzoide etc.) hinzukommen (Fig. 407 u. 408).

Auch bei Pennatula bleibt der Primärpolyp als axiales und terminales Individuum längere Zeit erkennbar; seitlich treten an ihm die Knospen auf, die zwar paarweise, aber alternirend angeordnet sind (Fig. 409 *A* u. *B*). Am Grunde der ersten Lateralknospen entstehen neue Knospen, welche die Bildung der Fiederblätter einleiten und an diesen ebenfalls eine regelmässige Lagerung bewahren (Jungersen). Sterile, der Wasserausfuhr und -einfuhr dienende Individuen in Form eines unpaaren Terminalzoids und paariger, reihenweise angeordneter Zoide sind auch hier vorhanden (Fig. 409 *A* — *C*). Der Unterschied endständiger, sog. „primärer" von „secundären" Individuen, die eine verschiedene Ausbildung und eine bilaterale Anordnung zeigen können oder denen diese fehlt, wird auch bei anderen Alcyonarien, z. B. bei Paralcyonium, Pachyclavularia gefunden (Fig. 410, Motz-Kossowska, Roule).

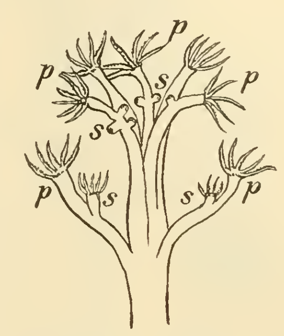


Fig. 410. Paralcyonium elegans, freies Stockende mit terminalen (sog. „primären", *p*) und sekundären Individuen (*s*). (Nach Motz-Kossowska, 1907.)

Auf die Entstehungsweise der ebenfalls regelmässig vertheilten weiteren Polypen, Lateral- und Scheitelzoide kann hier nicht eingegangen werden; in dieser Beziehung sei auf die früher gegebene Darstellung (Spec. Theil, I. Aufl., p. 51—53) und die dort erwähnten Originalarbeiten verwiesen.

Bei der Ausgestaltung der Alcyonarienstöcke spielen übrigens die von den Einzelpolypen ausgehenden Ausläufer (Stolonen) eine wichtige Rolle, indem sie neue Polypen an sich entstehen lassen, sich in characteristischer Weise unter einander verbinden und dadurch, sowie durch die Ausbildung des Zwischengewebes und Skelets, die Gestalt des Stockes wesentlich beeinflussen (vgl. den nächsten Abschnitt).

C. Knospung und Stolonenbildung.

Die Stolonenbildung ist bei den Cölenteraten sehr verbreitet; am klarsten tritt sie uns bei den Hydroidpolypen entgegen. Bei ihnen können von den Zweigen der Stöcke Ausläufer (Stolonen) abgehen, die sich festsetzen und neue Stolonen bilden, an denen sodann Hydranthenknospen auftreten (Fig. 418, p. 575). Indem sich die Ausläufer vom Stock ablösen, können auf diesem Wege neue Stöckchen entstehen. Die durch eine Hydrorhiza auf der Unterlage befestigte Stöcke kommen dadurch zu Stande, dass an der Basis des jungen, aus der Planulalarve hervorgegangenen Polypen mehrere cylinderförmige, Anfangs kurze, bald aber in die Länge wachsende Ausläufer hervorsprossen, die, an der Unterlage hinkriechend, sich verzweigen und durch Anastomosenbildung eine netzartige Beschaffenheit annehmen können (Fig. 411). An diesen Stolonen treten Knospen auf, die bei ihrer Vergrösserung von der Hydrorhiza aus in die Höhe streben, um Hydranthen und durch immer

neue Knospenbildung schliesslich, kleine Stöckchen entstehen zu lassen (Fig. 411).

Wenn der Stock eine weitere Ausbildung erfahren hat, können dann, wie schon erwähnt wurde, von verschiedenen Stellen aus, ähnlich wie Polypen selbst, Stolonen gebildet werden (Fig. 418, p. 575, BILLARD, 1904).

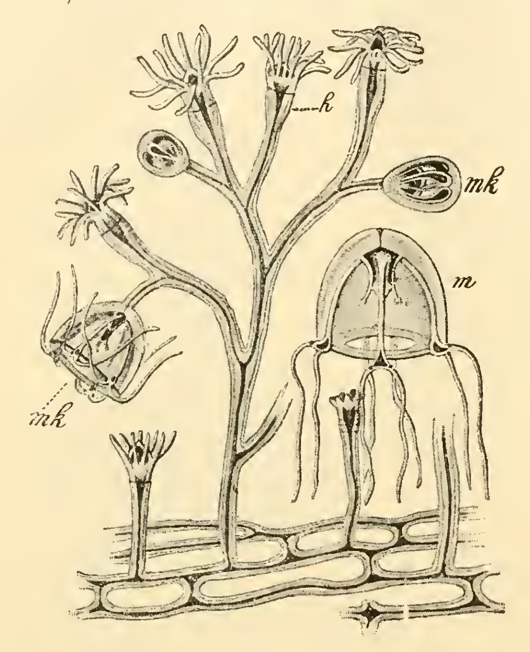
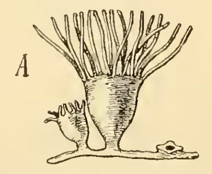


Fig. 411. Stöckchen von Bougainvillea ramosa mit knospenden Polypen (*h*) und Medusen (*mk*, *m*). Von der Hydrorhiza streben junge Hydranthen auf. (Nach ALLMAN aus LANG's Lehrb. der vergl. Anatomie.)

Wie der junge Hydroidpolyp, so kann auch der Polyp der Scyphomedusen an seiner Basis Ausläufer bilden, an denen neue Polypen hervorknospen (Fig. 412 *A* u. *B*). Indem diese mit einander vereinigt bleiben, kommt es auch hier zur Bildung kleiner Stöckchen von Scyphopolypen.

Aehnliche Verhältnisse werden gelegentlich, wenn auch nur vereinzelt, bei den Actinarien angetroffen, indem mehrere durch Knospung auseinander hervorgegangene Individuen an der Basis durch eine Art Stolo verbunden bleiben können (Fig. 405, p. 564). Gerade bei den Anthozoen und besonders bei den Alcyonarien findet die Stolonisation bei



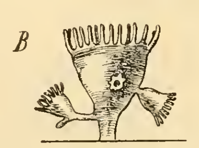


Fig. 412. Scyphistoma mit Stolonen- (*A*) und Knospenbildung (*B*). Nach M. SARS, 1841.)

der Stockbildung eine weitgehende Verwendung; die Art und Weise, in der sie erfolgt, kann eine recht verschiedenartige sein (G. v. KOCH, STUDER). In den einfachsten Fällen sieht man die bandartigen Stolonen vom Grunde der Polypen auswachsen, um sich zu netzartigen Geflechten zu vereinigen oder auch zu Platten zu verschmelzen. Von den Stolonen aus entwickeln sich Knospen, welche ihrerseits wieder Ausläufer treiben, die sich ebenfalls mit den anderen verbinden. Auf dem Stolonengeflecht sieht man dann einzelne Polypen und kleine Büsche in ähnlicher Weise wie bei den Hydroidpolypen sich erheben (Fig. 413 *A*—*C*).

Höchst instructiv ist dieses Verhalten nach der von KOCH gegebenen Schilderung bei Clavularia ochracea, indem diese kleine Alcyonide, wenn der Stein, auf dem sie festsitzt, durchgebrochen wurde, über die Bruchfläche Stolonen ausschickte, die dann in ihrem Fortschreiten besonders gut zu beobachten waren (Fig. 413 *D—H*).

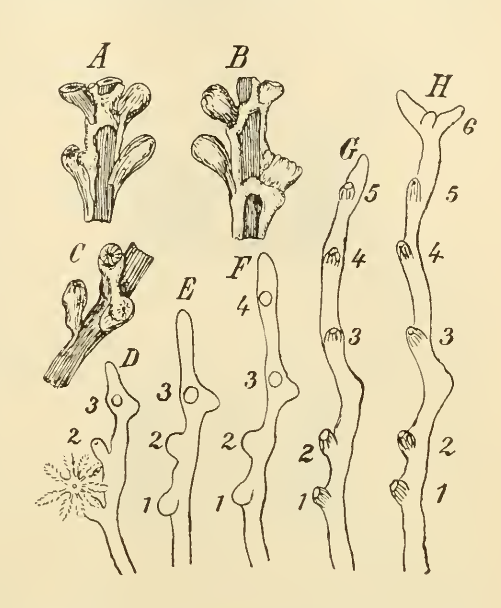


Fig. 413. Coloniebildung durch Aussenden von Stolonen bei Clavularia prolifera (*A—C*) und Cl. ochracea (*D—H*).

A—C Verbindung der Individuen durch Stolonen, von denen aus sie zum Theil als Knospen entstanden sind, dem Stammstück eines Busches (als Unterlage) aufsitzend. *D—H* ein Stolo, der nebst zwei anderen von einer kleinen, auf einem Lavastück aufsitzenden Kolonie auswuchs und nach einander eine Anzahl von Polypen aus sich hervorknospen liess. (*D* am 26. VI. 1890, *E* 29. VI., *F* 2. VII., *G* 8. VII., *H* 16. VII. beobachtet.) Nach G. v. KOCH, 1882 u. 1892.

TH. STUDER und G. v. KOCH haben die verschiedenen Formen, unter denen die Stockbildung bei den Alcyonarien zu Stande kommt, eingehend studirt. Des einfachsten Falles der vom Polypengrund ausgehenden Stolonen, welche durch Knospung Polypen bilden (Fig. 414 *A*) und sich in verschiedener Weise modicfiiren, wurde bereits gedacht. (Bildung eines Stolonen-Netzwerks bei Clavularia und Cornularia, Basalplatten bei Rhizoxenia und Anthelia. Die Stolonenplatten können durch Einwachsen des Ectodermskelets von der Basis her und durch dessen schichtenweise Erhöhung (Fig 414 *B*) eine Verschiebung ihrer Lage erfahren, die für die Ausbildung des Stockes bei den echten Gorgonien, Primnoen und Isideen von Bedeutung ist. Eine grössere Complication der Stöcke kommt dadurch zu Stande, dass die Stolonenbildung nicht auf die Basis beschränkt bleibt, sondern von verschiedenen Stellen der Leibeswand ausgeht, was in mehr oder weniger regelmässiger Weise geschehen und dadurch den Charakter der Stockbildung stark beeinflussen kann. Wenn von der Basis aus Stolonen gebildet werden, die am Boden hinkriechen und in einer gewissen Höhe darüber ebenfalls solche entstehen, die wie die ersteren Polypen erzeugen und mit anderen Polypen, sowie unter sich verschmelzen (Tubipora Fig. 414 *C*), so kann es zur Bildung von massigen Colonien kommen, die sich aus mehreren über einander gelagerten Stockwerken zusammensetzen. Bei wenig fixirter Ursprungsstelle der verschieden weiten, sich vielfach verzweigenden und mit einander verschmelzenden Stolonen kommt es zur Ausbildung eines massigen, von Kanälen durchzogenen Zwischengewebes (Cönenchyms), welchem die einzelnen Polypen aufsitzen und welches sie verbindet (Alcyonium,

Fig. 414 *D*). Wird die Colonie durch weitere Vermehrung und Verschmelzung ihrer Skelettheile befähigt, sich selbst zu tragen, so tritt mit der stärkeren Verzweigung der schlankeren Aeste eine regelmässigere Lagerung der Kanäle ein, die schliesslich in einem Cylindermantel und in theilweise parallelem Verlauf um die centrale Skelettaxe angeordnet sein können, wie es z. B. bei Corallium der Fall ist.

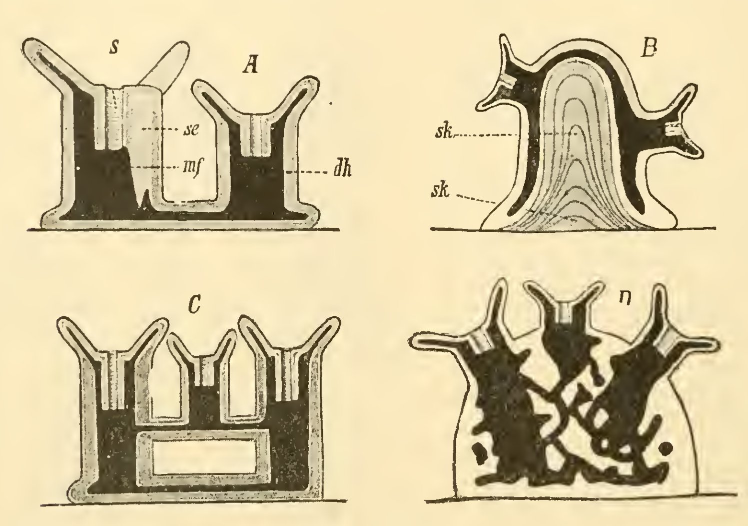


Fig. 414. Schematische Darstellung der Knospung und Stockbildung unter Vermittlung von Stolonen bei den Alcyonarien. (Nach G. v. KOCH, aus LANG's Lehrb. d. vgl. Anatomie.)
A basale Stolonen- und Polypenbildung (Clavularia), *B* von der Basis ausgehende Skeletbildung (Gorgonien), *C* Stolonenbildung in verschiedener Höhe (Tubipora), *D* unregelmässige Stolonen- und Cönenchymbildung (Alcyonium).

Bei den Zoantharien kommen für die Vermehrung der Polypenzahl und das Wachsthum des Stockes zum Theil ganz abweichende Vorgänge in Betracht, die mehr unter den Begriff der Theilungserscheinungen fallen und bei deren Behandlung bereits besprochen wurden (vgl. p. 508 ff.). Bei diesen als Innenknospung, Theilknospung, Septalknospung etc. bezeichneten Vorgängen gehen mehr oder weniger umfangreiche Partien des alten in den neugebildeten Polypen über, doch ist dies durchaus nicht immer der Fall, sondern man kennt auch bei den Steincorallen echte Knospungsvorgänge, bei denen der an der Aussenwand in Form einer Knospe entstehende Polyp ganz die Organisationsverhältnisse des direct aus der Larve hervorgegangenen Polypen zeigt, was bei jenen anderen Vermehrungsarten nicht der Fall ist, so z. B. bei Acropora, Cladocora, Solenastraea (nach DUERDEN, 1902, vgl. auch oben p. 511). Die Knospenbildung kann von jungen Polypen ausgehen, aber auch noch später stattfinden (Wandknospung, Aussenknospung bei Madrepora echinata, Astroides calycularis, Dendrophyllia ramea u. A., nach ORTMANN). Es kann eine Ausbreitung des Polypen nach aussen hin und eine Entstehung der Knospen von hier aus erfolgen, so dass sie nicht in directem Zusammenhang mit dem Stammpolypen stehen (Favosites, Heliopora, Galaxea, Heliastraea, Oculina u. A., Zwischen-

knospung, Cönenchymknospung v. Koch, Rippenknospung Ortmann). Uebrigens können auch bei den Steincorallen von den Polypen basale Ausläufer (Stolonen) gebildet werden, von denen dann die Knospenentwicklung ausgeht (Stolonenknospung bei Cylicia nach Ortmann, ähnlich wie bei Tubipora nach G. v. Koch, vgl. p. 569). Im Uebrigen darf wegen dieser recht complicirten, vielfach in einander übergehenden Knospungs- und Theilungsvorgänge der Zoantharien auf die Untersuchungen von G. v. Koch, Studer, Ortmann und Duerden verwiesen werden.

D. Fragmentation.

(Laceration, Frustulation etc.)

Unter Fragmentation, Laceration, Frustulation etc. versteht man die bei verschiedenen Cölenteraten beobachtete Ablösung verhältnissmässig kleiner Theilstücke des Körpers, die mit den bei der Theilung und Knospung auftretenden Erscheinungen zwar in Zusammenhang zu bringen ist, aber sich jedenfalls unter einem recht andersartigen Bilde vollzieht. Sie erinnert in gewisser Weise an die Sonderung kleiner Theile des Körpers und deren Ablösung (in Form sog. Brutknospen oder dgl.), wie wir sie bei den Poriferen kennen lernten (vgl. p. 479 ff.). Es sind anscheinend beliebige Körperpartien, die sich vom übrigen Körper abtrennen und schliesslich volle Selbständigkeit erlangen, indem ein neues Individuem aus ihnen hervorgeht. Dass es sich dabei um besonders ursprüngliche Erscheinungen handelt, ist kaum anzunehmen, sondern sie dürften auf Theilungs- oder Knospungsvorgänge zurückzuführen sein. Beziehungen zu den letzteren sind z. B. bei der Frustelbildung der Hydroidpolypen vorhanden, während sich die Laceration der Actinien möglicher Weise durch stetig abnehmenden Umfang der Theilstücke von der Längstheilung ableiten lässt und die Abschnürung von kleinen Partien am basalen Körperende, wie sie bei Hypolytus stattfindet, auf Quertheilung zu beziehen ist. Wie daraus hervorgeht, haben diese eigenartigen Formen der Fortpflanzung jedenfalls direct nichts mit einander zu thun, sondern dürften jede für sich besonders entstanden sein. Sehr verbreitet sind sie nicht, werden aber immerhin bei einer Anzahl Cölenteraten, besonders Actinien und Hydroidpolypen, gefunden.

Die **Laceration** (Fragmentation) ist wiederholt (von Dalyell, Andres, Carlgren u. A.) an Actinien beobachtet worden und vollzieht sich in der Weise, dass sich die betr. Körperstückchen vom basalen Rande ablösen. An diesem entsteht eine Verbreiterung, die durch eine starke Entodermentwicklung ausgezeichnet ist und sich fest an die Unterlage heftet (Fig. 415*A*—*C*); das Theilstück breitet sich immer weiter aus, und infolge von Contractionen des Hauptkörpers löst es sich von diesem los und rückt mehr von ihm ab (Fig. 415 und 416). Die so entstandenen Lacerationsstückchen können sich nach den von Andres gemachten Beobachtungen entweder direct zu jungen Actinien ausgestalten oder aber sich vorher wieder theilen, was von der Zahl ihrer Septen abhängen soll. Wenn diese sehr gross ist, kann eine Theilung in mehrere, mit entsprechend weniger Septen versehene Stücke folgen. Durch Ergänzung der Leibeswand, Ausbildung und Neubildung der Septen, sowie des Mundes und Mundrohres entsteht

dann aus dem Lacerationsstückchen die junge Actinie, und zwar erfolgt die Regulation (nach CARLGREN's Wahrnehmung) bei Aiptasia diaphana in der Weise, dass schliesslich eine zweistrahlig symmetrische Form mit zwei symmetrisch angeordneten Richtungsseptenpaaren gebildet wird. Somit ist das Endergebniss das gleiche wie bei der Embryonalentwicklung obgleich der Weg für die Erreichung dieses Zieles ein anderer war.

Im Zusammenhang mit der Laceration ist des schon bei der Theilung des Scyphopolypen erwähnten Vorgangs zu gedenken, bei welchem sich an dessen Basis kleine Theilstücke als „Dauerknospen" absondern, um später einen neuen Polypen aus sich hervorgehen zu lassen (HÉROUARD 1909, vgl. p. 562). Ob es sich dabei um eine Abschnürung von Theilstücken oder Knospen handelt, lässt sich ohne genauere Kenntniss des Vorgangs zunächst nicht entscheiden.

Fig. 415. Fig. 416.

Fig. 415. Abschnürung eines basalen Theilstücks (durch Laceration) bei Aiptasia lacerata in *A—D*, *b—g* das sich absetzende und ablösende Theilstück, sowie seine Ausbildung zur jungen Actinie. (Nach ANDRES, 1882.)

Fig. 416. Die Bildung und Ablösung des basalen Theilstücks von oben gesehen (*A—C*), in *D* und *E* die Umwandlung in die junge Actinie, ebenfalls von Aiptasia lacerata. (Nach ANDRES, 1882.)

Die grosse Regenerationsfähigkeit der Actinien erlaubt es, ähnliche Verhältnisse wie bei der natürlichen Laceration auch auf künstliche Weise zu schaffen; so experimentirte CARLGREN in umfangreichem Masse mit Herausschneiden kleiner Stücke aus verschiedenen Körperregionen (künstliche Laceration) von Actinien, besonders Sagartia viduata, um die Bildungsgesetze bei der Entwicklung der neuen Theile, vor Allem im Auftreten der Septen, sowie die Beziehungen zu studiren, welche zwischen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dieser Thiere und

der Ausgestaltung ihres Körpers, besonders im Hinblick auf dessen bilaterale Symmetrie bestehen möchten.

Die Ergebnisse der künstlichen können von denjenigen der natürlichen Laceration insofern eine gewisse Abweichung zeigen, als zwar auch Individuen mit zwei symmetrisch gegen einander stehenden Richtungsseptenpaaren, aber auch solche zur Ausbildung kommen, die radial gestaltet sind oder aber nur ein Richtungsseptenpaar besitzen und in Folge dessen eine sehr ausgeprägte bilaterale Symmetrie zeigen. Es spielt dabei die Herkunft der Stücke, sowie der Bestand der in ihnen enthaltenen Theile eine Rolle, auch scheinen sich die einzelnen Arten nach dieser Richtung verschieden zu verhalten.

Wenn bei Sagartia viduata, einer sich nicht auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Actinie, aus dem proximalen Körpertheil kleine Stückchen herausgeschnitten werden, die keine Richtungssepten enthalten, so liefern sie fast ausnahmslos bilaterale Formen mit einem Richtungsseptenpaar und einer Schlundrinne (Carlgren). Da hierbei also Stückchen, die aus einer anderen Region stammen, Richtungssepten entstehen lassen und eine Ausgestaltung im bilateralen Sinne erfahren, so erschien Carlgren durch dieses die natürliche Theilung nachahmende Experiment die Frage nach den ursächlichen Beziehungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur Entstehung der bilateralen Symmetrie bei den Actinien ihrer Lösung etwas näher gebracht, d. h. er ist geneigt zur Erklärung der letzteren die erstere heranzuziehen.

Frustulation (Frustelbildung, Scissiparation). Im Ergebniss der Laceration der Actinien sehr ähnlich, wenn auch in der Entstehung ganz abweichend, ist die bei Hydroidpolypen zuweilen vorkommende Abschnürung wenig umfangreicher Stücke von Zweigen, die dann später zu ganzen Individuen auswachsen. Diese als Frustulation (Scissiparation) bezeichnete Art der Fragmentation ist bei Obelia, Corymorpha, Campanularia und dem zu den Campanulariden gestellten (anscheinend aber eher zu Obelia gehörigen) Schizocladium ramosum von verschiedenen Beobachtern, Allman, Hincks, Mereschkowsky und neuerdings von A. Billard beschrieben worden, hat aber gewiss eine weitere Verbreitung. Nach den von Billard besonders an Obelia angestellten Beobachtungen sind es knospenartige Verzweigungen des Stockes, ganz ähnlich den Polypenknospen, welche zur Bildung der eigenartigen Fortpflanzungskörper Veranlassung geben (Fig. 417). Eine weitere Verdickung dieser Knospen findet jedoch nicht statt, wohl können sie sich am Ende keulenartig verbreitern, aber dann wachsen sie mehr in die Länge und allmählich trennt sich ein Stück des vom Perisarc umgebenen Weichkörpers von demjenigen des Stockes ab (Fig. 417 *A*—*E*). Das dadurch isolirte Stück kann länger oder kürzer sein; im letzteren Fall hat es, wie auch aus der von Allman gegebenen Darstellung hervorging, eine gewisse Aehnlichkeit mit einer, allerdings wimperlosen Planula, zumal dann, wenn es, wie Allman angiebt, aus einer Oeffnung des Perisarcs hervorschlüpfte, um frei zu werden. Nach Billard's Wahrnehmung vermöchte dies das so entstandene Frustulum oder Propagulum, wie er es nennt, nicht, sondern es verbliebe zunächst innerhalb der Perisarchülle an dem sich immer weiter verlängernden Zweig, bis es durch äussere Umstände, vor Allem Strömungen des Wassers, befreit und fortgeführt wird.

Die frei gewordenen Frusteln heften sich an eine geeignete Unterlage an und wachsen rasch weiter aus, wobei sie (nach Billard's Angabe) häufig die leere Perisarchöhle ziemlich weit hinter sich lassen (Fig. 417 *F*, *G*); eine Hydranthenknospe tritt an ihnen auf, und indem sich dieser Vorgang wiederholt, liefern sie ein neues Polypenstöckchen (Fig. 417 *F—H*).

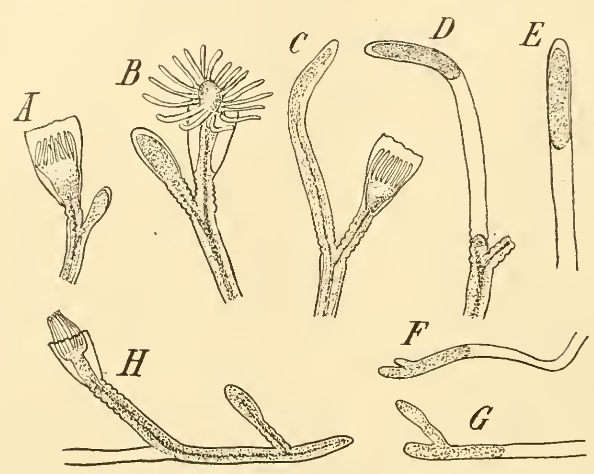


Fig. 417. Frustulation bei Obelia longissima. (Nach A. Billard, 1904.) *A* und *B* zur Frustelbildung führende Seitenknospe neben einem Hydranthen, C deren Verlängerung, *D* und *E* Abschnürung der Frustel, *F—H* Umbildung der festgesetzten Frustel, Auswachsen und Hydranthenbildung.

Fragmentation und Stolonisation. Es liegt ungemein nahe, die Fragmentation, wie sie bei den Hydroidpolypen auftritt, auf deren Stolonenbildung zurückzuführen. Die Stolonen entstehen auf ganz ähnliche Weise als kleine, sich später verlängernde Erhebungen der Zweige; sie wachsen ganz bedeutend in die Länge und heften sich mit ihrem distalen Ende einer Unterlage an (Fig. 418 *A—C*), um sich dann früher oder später vom Stock abzulösen. Der nunmehr für sich existirende Stolo treibt bald wieder Knospen und entwickelt seinerseits stolonenartige Ausläufer, an denen, wie an ihm selbst, nunmehr die Hydranthen hervorknospen, so dass auf diese Weise ein neues Stöckchen geliefert wird (Fig. 418 *C—F*).

Der Vorgang ist jedenfalls sehr ähnlich wie bei der Frustelbildung und man gelangt leicht zu dieser, wenn man kürzere Stolonen annimmt, die früher zur Ablösung vom Stock gelangen und sich erst nachträglich an eine Unterlage anheften. So sieht auch im Ganzen Billard diese Vorgänge an, der ihnen neuerdings eine eingehende Betrachtung gewidmet hat, nachdem sie bereits früher des Oefteren beschrieben wurden (Dalyell, P. J. van Beneden, Allman, Nutting, Cerfontaine u. A.).

Die Beziehung der Frustelbildung zur Stolonisation und die Entstehung der beiderlei Fortpflanzungskörper zeigt, dass sie von der Knospenbildung ihren Ursprung nahmen und somit nicht als besonders ursprünglich aufgefasst werden können. Es frägt sich, wie in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei den Actinien liegen, deren Fragmentation

wir vorher als eine nicht seltene Erscheinung kennen lernten. Das Auswachsen von Fortsätzen am basalen Theil der Polypen, d. h. also von Stolonen, an denen dann neue Polypen hervorknospen, kommt wie bei der Hydrorhiza- und Wurzelausläuferbildung der Hydroidpolypen und Scyphistomen auch bei den Anthozoen vor und spielt sogar bei manchen von ihnen eine recht wichtige Rolle, wie aus dem früher (p. 568) Mitgetheilten hervorging. Ob nun auch bei den Actinien, denen

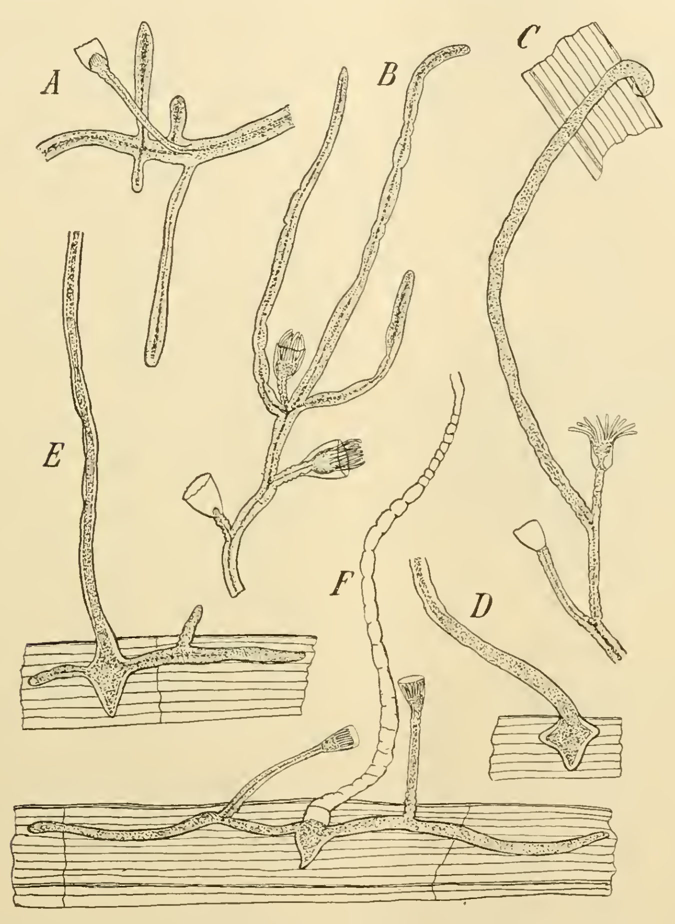


Fig. 418. Stolonenbildung bei Hydroidpolypen. (Nach A. BILLARD, 1904.)
A Stolo mit entstehenden und weiter ausgebildeten Lateralstolonen von Obelia dichotoma *B* Stück eines Zweiges derselben Art mit 3 Stolonen, *C—F* Anheften, Auswachsen und Bildung der Hydranthen an den Stolonen von Campanularia angulata auf einem Zostera-Blatt als Unterlage.

eine Stolonenbildung in so ausgesprochener Weise offenbar nicht zukommt, die aber ein, wenn auch nicht sehr ausgeprägtes Knospungsvermögen besitzen (p. 564), die Fragmentation auf eine früher vorhanden gewesene Stolonenbildung und damit verbundene Ablösung von Knospen, bezw. Theilstücken zurückgeführt werden darf, oder ob sie direct von Theilungsvorgängen herzuleiten ist, lässt sich nicht mit Bestimmtheit

sagen. Jedenfalls kann die Längstheilung bei den Actinien zu einem Zerfall des Individuums in mehrere Stücke führen (p. 508) und wenn die Theilstücke noch kleiner würden, käme es zu einem der Laceration ähnlichen Vorgang. Die Uebergänge hierzu sind allerdings nicht beobachtet worden und vielleicht spricht die zur Laceration führende Ausbreitung der Körperbasis (Fig. 415) mehr für die Beziehung zur Stolonisation als zur Längstheilung, obwohl diese ebenfalls von der Basis des Actinienkörpers ausgehen kann.

Fragmentation durch basale Abschnürung von Theilstücken. Die zuletzt angestellten Betrachtungen leiten insofern zu einer besonderen Form der Fragmentation hinüber, als diese ebenfalls zu Theilungsvorgängen in Beziehung stehen dürfte und kaum etwas mit Stolonenbildung zu thun hat, obwohl sie sich bei einem Hydroidpolyen findet. Es ist dies die eigenartige Abschnürung von Theilstücken am Fussende der Polypen, welche MURBACH von Hypolytus peregrinus, einem sich nur zeitweise anheftenden, marinen Hydroidpolypen beschrieben hat. Von der ebenfalls an der Basis erfolgenden Abschnürung kleiner Theilstücke, wie wir sie als „Laceration“ bei den Actinien kennen lernten, ist sie dadurch unterschieden, dass sie die ganze Breite des Körpers in Anspruch nimmt. Von dem spitz zulaufenden basalen Ende des (sich übrigens auf geschlechtlichem Wege fortpflanzenden und im Besitz von Gonophoren befindlichen) Polypen lösen sich nach MURBACH's Darstellung kleine, längliche Theilstücke ab, die jenen Frusteln anderer Hydroidpolypen sehr ähnlich sind und wie sie mit (wimperlosen) Planulalarven verglichen werden (Fig. 419 *B* u. *C*). Aus diesen Theilstücken („Blastolyten“) gehen dann schon bald junge Polypen hervor, indem sie sich entsprechend umformen, eine Mundöffnung und Tentakeln erhalten (Fig. 419 *D* u. *E*).

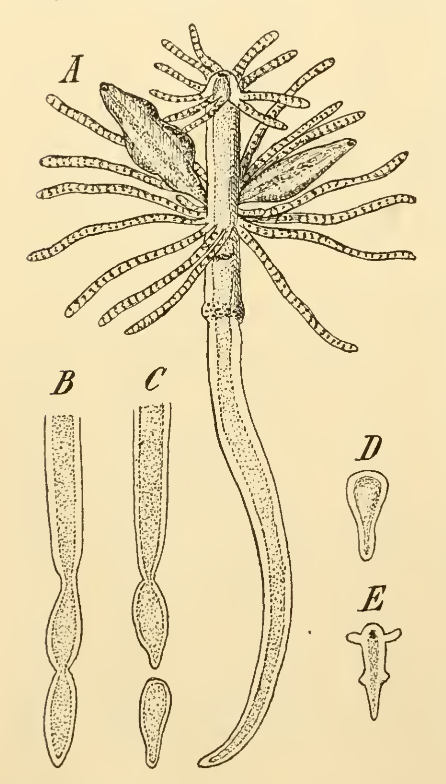


Fig. 419. Hypolytus peregrinus mit 2 Gonophoren zwischen dem oralen- und aboralen Tentakelkranz, *B* und *C* die Abschnürung zweier Theilstücke am basalen Ende, *D* und *E* deren Umbildung zum neuen Polypen. (Nach MURBACH, 1899.)

Dem Verhalten von Hypolytus ähnlich scheint dasjenige einer neuerdings von C. L. BOULENGER beschriebenen Süsswasserform, Moerisia lyonsi, zu sein. Bei diesem Hydroiden findet in Verbindung mit einer Decapitation, wie sie auch von anderen Hydroidpolypen, besonders von Tubularia, bekannt ist, unter dem in Ablösung begriffenen Köpfchen eine Sonderung mehrerer rundlicher Theilstücke durch einige

hinter einander gelegene Einschnürungen statt. Es wird vermuthet, dass jedes dieser Theilstücke zu einem neuen Polypen auszuwachsen vermag, wie es bei Hypolytus und den Frusteln anderer Hydroiden geschieht. Indem Boulenger den Vorgang mit der Strobilation vergleicht und somit das zur Ablösung kommende Köpfchen den nachfolgenden Theilstücken gleichsetzt, findet er einen Unterschied mit dem Verhalten von Hypolytus darin, dass die Abschnürung bei diesem am aboralen Ende erfolgt. Bezieht man jedoch die Theilstücke weniger auf den ganzen Stock als auf das betreffende Individuum, so liegen sie an dessen Basis, d. h. ebenfalls am aboralen Ende, und die Uebereinstimmung wäre durch diesen gewiss zulässigen Vergleich hergestellt. Die Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Individuum ist bei derartigen Colonien immer schwer festzustellen, aber andererseits spricht die Thatsache, dass die Köpfchen bei der Decapitation nicht weiterleben (um zur Bildung einer Colonie Veranlassung zu geben), sondern zu Grunde gehen, gegen den Vergleich mit dem Strobilationsvorgang.

Die Art und Weise, wie sich die Bildung von Theilstücken (Fragmentation) in den zuletzt besprochenen Fällen vollzieht, macht es sehr unwahrscheinlich, dass sie mit der Frustelbildung und Stolonisation sowie mit der Knospung etwas zu thun hat, sondern danach dürfte sie eher auf Quertheilung zurückzuführen sein, wie bereits vorher erwähnt wurde. Allerdings kommt diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Hydroidpolypen nur selten vor, wird aber immerhin bei einigen von ihnen (Protohydra, Hydra, vgl. p. 494) gefunden. Die Abschnürung kleiner Theilstücke vom Körper kann also jedenfalls auch zur Theilung in Beziehung gebracht werden, wie dies in anderer Weise bereits vorher für die Laceration der Actinien geschah.

E. Concrescenz (Aggregation).

In Verbindung mit gewissen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, aber auch unabhängig davon, tritt gelegentlich bei den Cölenteraten eine Erscheinung ein, deren wir in ähnlicher Weise auch schon für die Schwämme zu gedenken hatten (p. 492), nämlich die Verschmelzung zweier oder mehrerer Individuen. So bringt es die bereits weiter oben geschilderte Stolonenbildung bei den Hydroidpolypen zuweilen mit sich, dass sich diese Ausläufer treffen und mit einander verwachsen, auf diese Weise Anastomosen bildend (Fig. 420 *A* u. *B*). Dies kann auch zwischen verschiedenen Individuen, d. h. mit den von verschiedenen Stöcken ausgehenden Stolonen geschehen, wie es Cerfontaine von Pennaria beschreibt (Fig. 420 *C*). Diese auf natürlichem Wege sich vollziehenden Vereinigungen von Körpertheilen verschiedener Individuen, die uns am Pflanzenkörper weniger überraschen, dürfen als Zeichen einer geringeren Specialisirung angesehen werden, die eine derartige Verschmelzung offenbar erleichtert.

Wie bei diesen verhältnissmässig nieder stehenden und einfacher organisirten Metazoen die Individualität ziemlich leicht aufgegeben werden und eine spontane Verschmelzung mehrerer Individuen eintreten kann, zeigen besonders die bei den Anthozoen vorkommenden Erscheinungen. Nach den von G. v. Koch an Gorgoniden und einer Einzelcoralle des Mittelmeeres (Balanophyllia verrucaria), sowie von Duerden an Madreporen (speciell Siderastraea radians)

gemachten Beobachtungen, findet bei diesen Formen eine Verschmelzung vorher getrennter Individuen statt. Dies lässt sich nicht nur aus der Beschaffenheit der theilweise gemeinsam gewordenen Skelettheile, sondern auch durch directe Beobachtung an Larven oder jungen Individuen erkennen. Wenn sich die Larven sehr nahe an einander festsetzen und dann zu wachsen beginnen, so kommen sie in eine ganz directe Berührung, die schliesslich zu ihrer Verschmelzung führt (Fig. 421 *A* u. *B*). Man findet solche, aus einer grösseren Zahl, 12 bis 32 Individuen, bestehende Gruppen von Larven oder jungen Individuen, deren Vereinigung am Ende eine Colonie ergiebt. Diese zeigt aber (nach v. Koch's und Duerden's Beobachtung) gegenüber den auf gewöhnliche Weise durch Knospung entstandenen Colonien ziemlich weitgehende Unregelmässigkeiten ihres Baues, und zwar ganz besonders in der Stellung und Vertheilung ihrer Septen (Fig. 421 *C*). Derartige mehr oder weniger weitgehende Verschmelzungen junger Individuen unter einander oder mit älteren Individuen, an die sie sich anhefteten, scheinen bei den Anthozoen nicht selten zu sein und kommen (nach Duerden) z. B. bei Manicina, Favia, Actinotryx, Ricordea, Stoichactis vor, bei welchen letzteren Formen Complexe bis zu 100 Individuen durch solche Aggregation zu Stande kommen können.

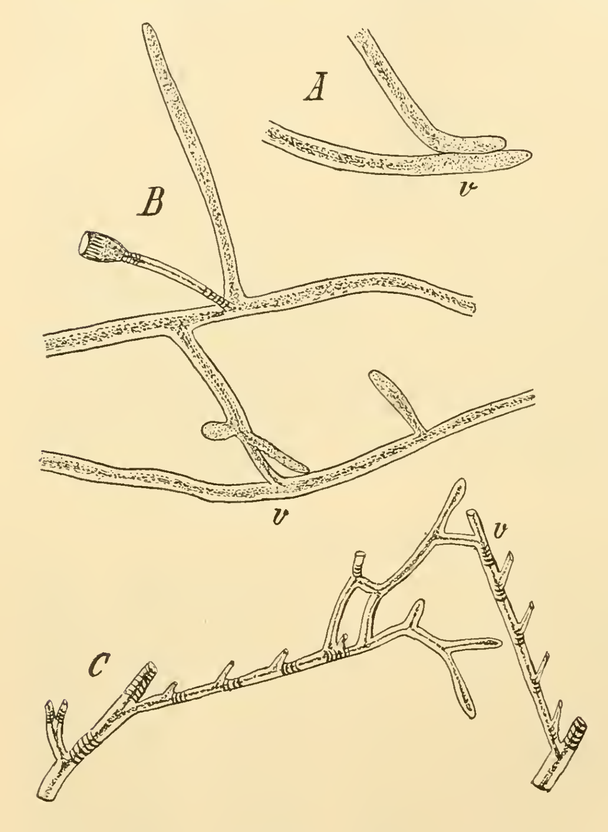


Fig. 420. *A* und *B* Obelia dichotoma, Aneinanderlegen und Anastomose zweier Stolonen. (Nach Billard, 1904.) *C* Pennaria Cavolinii, Anastomose von Stolonen der Zweige zweier verschiedener Stöcke. Bei *v* die Vereinigungsstelle. (Nach P. Cerfontaine, 1903.)

Etwas andersartig und in mancher Beziehung mehr an die oben erwähnten, durch Vermittlung von Stolonen eintretenden Concrescenzen erinnernd, sind die Verwachsungen, welche an Theilen ausgebildeter Colonien eintreten können, wie dies gewiss bei nahe an einander stehenden und sich schliesslich berührenden Corallenstöcken nicht selten vorkommt. So wurde (durch Gravier bei Acropora [Madrepora] muricata) beobachtet, dass ein vom Stock abgelöster Zweig, dessen Enden beim

Fallen mit anderen Zweigen in Berührung kamen, mit diesen verwuchs, wodurch nicht nur eine feste organische Verbindung, sondern auch die Bildung neuer Polypen an den Verwachsungsstellen erfolgte, eine auf natürlichem Wege zu Stande gekommene Pfropfung.

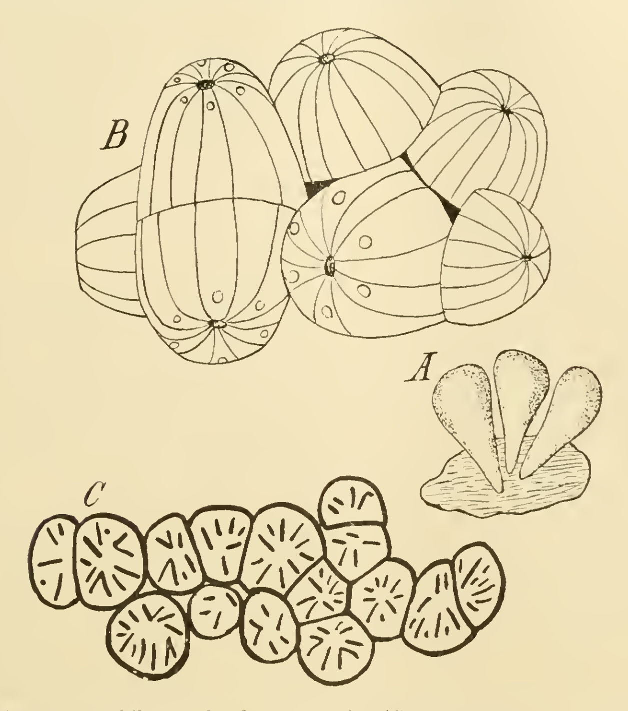


Fig. 421. Coloniebildung durch Aggregation (Concrescenz) einer Anzahl junger Individuen von Siderastraea radians. (Nach DUERDEN, 1902.)

A eine Gruppe ziemlich dicht neben einander sitzender Larven, *B* eine solche von sieben eng an einander gefügten jungen Polypen, die sich aus den Larven entwickelten, *C* Durchsichtsbild der unteren Partie einer derartig zu Stande gekommenen Colonie von 17 Individuen, um die Unregelmässigkeit in der Septenanordnung zu zeigen.

F. Allgemeines.

Angesichts der sehr verschiedenartigen Fortpflanzungsarten der Cnidarier durch Quer- und Längstheilung, Knospung im ausgebildeten und Larvenzustand, durch Stolonenbildung, Fragmentation und Dauerknospen erscheint die schon mehrmals aufgeworfene Frage nach dem Zusammenhang dieser Vorgänge zum Schluss recht dringend. Ebenso schwierig dürfte freilich die Antwort darauf zu ertheilen sein. Zweifellos ist von den genannten Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung diejenige durch Knospung die am weitesten verbreitete; sie kommt fast allen Hydroidpolypen und Siphonophoren, wie auch den Hydromedusen zu und führt bei den erstgenannten beiden Gruppen zu der ebenfalls fast allen von ihnen eigenen Stockbildung. Durch Knospung vermehren sich, wenn auch in weit beschränkterem Masse, die Scyphopolypen, dagegen spielt sie wieder bei den Anthozoen, ganz besonders bei der Stockbildung der Alcyonarien und Zoantharien, eine wichtige Rolle.

Bei der grossen Verbreitung der Knospung im Stamm der Cnidarier liegt es nahe, von ihr die anderen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung herzuleiten. Dies dürfte dann in der Weise geschehen, dass man die Knospung im Zusammenhang mit der festsitzenden Lebensweise bei sessil gewordenen, noch recht einfach organisirten Cölenteraten entstehen lässt und aus Modificationen dieses einfachen Knospungsvorganges die anderen Fortpflanzungsarten zu erklären sucht. Dass mancherlei Beziehungen und sogar Uebergänge zwischen ihnen vorhanden sind, wurde bereits an verschiedenen Stellen der vorhergehenden Ausführungen hervorgehoben. Solche Uebergänge lassen sich auffinden sowohl zur Längs- wie zur Quertheilung, als auch zur Dauerknospenbildung und Fragmentation, wobei die Theilungsvorgänge als Ueberleitung dienen können; die Stolonenbildung ist ohnedies auf die Knospung zurückzuführen.

Dass sich der Gang der Entwicklung auf solche oder ähnliche Weise vollzogen haben könnte, wird sich zwar nicht ohne weiteres in Abrede stellen lassen, aber andererseits liegt bei so einfach organisirten Thierformen wie den Cölenteraten die Annahme nahe, dass ihnen die sogar bei weit höher organisirten Metazoen noch vorhandene Fähigkeit der Theilung zukam. Die Theilungsvorgänge, welche wir bei manchen von ihnen, und zwar sowohl bei niederen wie höher stehenden Formen (Protohydra, Hydra, Hydromedusen, Scyphopolypen und Anthozoen) finden, würden dann kein abgeleitetes, sondern vielmehr ein ursprüngliches Verhalten darstellen, bezw. auf ein solches zurückzuführen sein.

Bei dem Bestreben, die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung mit einander in Beziehung zu bringen, würde sich dann gerade der entgegengesetzte von dem vorher eingeschlagenen Wege darbieten. d. h. Theilungsvorgänge würden den Ausgangspunkt bilden und von ihnen, die schliesslich nicht mehr den ganzen Körper, sondern nur einen verhältnissmässig beschränkten Bezirk betrafen, etwa so, wie es von den Anthozoen bekannt ist (vgl. p. 508 ff.), würden Uebergänge zu dem echten Knospungsprocess hinführen. Aber es erscheint überhaupt recht fraglich, ob eine Zurückführung der verschiedenen Fortpflanzungsvorgänge auf einander möglich ist und ob diese nicht, vielmehr ziemlich unabhängig von einander entstanden sind. Die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung als vorhanden angenommen, dürfte diese unter dem Einfluss der verschiedenartigen Lebensverhältnisse und der durch sie hervorgerufenen Abänderungen der Organisation, die differenten Formen erlangt haben, in denen sie uns jetzt entgegentritt. Dafür spricht besonders auch das Verhalten der Jugendformen oder derjenigen Cölenteraten, welche dauernd auf einer solchen niederen Entwicklungsstufe verharren und durch Theilung oder Knospung sehr einfach organisirte Fortpflanzungskörper hervorbringen. Die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung war bei diesen Cölenteraten gewiss von Anfang an vorhanden, aber die Art, in der sie jetzt erfolgt, wurde gewiss erst später angenommen, wofür in besonders deutlicher Weise das Verhalten der Cuninen mit ihren rückgebildeten knospungsfähigen Medusen oder dasjenige der Siphonophorenlarven spricht, an denen in sehr frühem Entwicklungszustand bereits die Anlagen der höchst differenzirten Individuen auftreten.

In ihren vermuthlich modificirten Formen kann die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cölenteraten wieder sehr einfache Verhältnisse annehmen, wie es bei der Fragmentation, Laceration u. s. w. der Fall

ist, bei welchen Vorgängen sehr kleine und anscheinend fast beliebige Stücke des Körpers sich von ihm abtrennen, um neue Individuen aus sich hervorgehen zu lassen, wie dies in ähnlicher Weise bei dem im Ganzen weniger differenzirten Spongienkörper geschieht. Diese Vorgänge finden eine Parallele in der Fähigkeit kleinster, vom Körper künstlich abgetrennter Theilstücke, sich zu dem vollständigen Organismus zu ergänzen. Regenerationsvermögen und ungeschlechtliche Fortpflanzung zeigen also hier einander ungefähr entsprechende Verhältnisse, was bei den höher stehenden Tierformen längst nicht mehr in diesem Masse der Fall ist.

Ein hervorstechender Characterzug in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Cölenteraten ist ihre Verwerthung zur Stockbildung, sowie der in Verbindung damit auftretende Polymorphismus und Generationswechsel. Dieser giebt sich durch die verschiedenartige Organisation der auf geschlechtlichem und ungeschlechtlichem Wege sich vermehrenden Individuen (Polyp und Meduse) zu erkennen, doch ist zu bemerken, dass diese Verschiedenheit auch ohne eigentliche Stockbildung zum Ausdruck kommen kann. Das gilt für die Scyphomedusen, bei denen die Meduse nicht wie bei den Hydromedusen durch Knospung, sondern durch einen Theilungsact entsteht, wobei auffällt, dass die beiden Theilproducte verschiedenartig organisirt, nämlich als Polyp und Meduse ausgebildet sind. Dieses Verhalten erscheint wie andere Züge aus der geschlechtlichen Fortpflanzung und den damit verbundenen Einrichtungen der Coloniebildung, des Polymorphismus und Generationswechsels von allgemeinerem Interesse, doch wird darauf besser im Vergleich mit ähnlichen Vorgängen aus anderen Abtheilungen des Thierreichs in einer zusammenfassenden Darstellung am Schluss des Capitels eingegangen werden.

III. Vermes.

Die gewöhnliche Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Würmern ist die Theilung. Man findet sie in typischer Ausbildung (als Architomie und Paratomie) sowohl bei den Plathelminthen, wie bei den Anneliden. Das sind diejenigen Gruppen der Würmer, bei denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung sehr verbreitet ist, während die Rotatorien, Nematoden und Acanthocephalen, sowie die Vertreter der isolirten, gewöhnlich zu den Vermes gestellten Gruppen (Chätognathen und Enteropneusten) wenig oder gar keine Neigung zeigen, sich auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen.

Neben der Theilung treten bei den Würmern auch Knospungsvorgänge auf, doch beanspruchen sie eine weit geringere Bedeutung, und in verschiedenen Fällen, bei denen man von Knospung sprach, lässt sich diese ziemlich ungezwungen auf Theilung zurückführen. Der Versuch hierzu kann sogar bei den ausgesprocheneren, sich anscheinend ohne Weiteres als Knospung darstellenden Fällen gemacht werden, wovon späterhin noch die Rede sein wird.

Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsvorgänge der Würmer mit einander in Beziehung zu setzen, begegnet insofern gewissen Schwierigkeiten, als in der Organisation der betreffenden Abtheilungen recht grosse Verschiedenheiten bestehen, viel grössere z. B. als zwischen

den einzelnen Abtheilungen der Cnidarier. Nichtsdestoweniger lassen sich solche, von besonderen Gesichtspunkten ausgehende Vergleiche dennoch vornehmen, z. B. gerade auch zwischen den Theilungsvorgängen der so sehr differenten Turbellarien und Anneliden; bei anderen ist dies jedoch in sehr geringem Masse, oder überhaupt nicht der Fall, man denke an die Fortpflanzungsverhältnisse der Trematoden und Cestoden oder an die Knospung der Syllis ramosa. Wo aber ein Vergleich möglich ist, liegen die Verhältnisse im Einzelnen wegen der abweichenden Organisation immerhin so verschieden oder es bestehen hinsichtlich der Zurückführung der betreffenden Vorgänge auf einander so grosse phylogenetische Bedenken, dass es sich empfiehlt, sie für die einzelnen Gruppen getrennt zu behandeln.

1. Plathelminthen.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung findet sich in allen drei Abtheilungen der echten Plattwürmer; am verbreitetsten ist sie bei den Turbellarien, wenn man von jener Anschauung absieht, welche die Entstehung der Proglottiden oder gar der Scoleces bei den Cestoden hierher rechnet und wenn man, wie es gewiss das Richtige ist, die Hervorbringung der Redien und Cercarien bei den Trematoden unter einem anderen Gesichtswinkel betrachtet.

A. Turbellarien.

Gewissermassen als Typus der Theilungsvorgänge nicht nur bei den Turbellarien, sondern bei den Würmern im Allgemeinen, sieht man neben den in gewisser Beziehung ähnlichen Vorgängen bei einigen Anneliden (Autolytus, Naïs etc.), besonders das Verhalten von Microstoma oder Stenostoma herangezogen. Hier geht die Theilung so vor sich, dass an dem betreffenden Individuum neue, ihm eigentlich nicht zugehörende Organe, wie ein zweiter Mund- und Pharynx, Augen, Wimpergruben etc. auftreten und damit eine Theilungszone gegeben ist, an welcher das Thier später in zwei neue Individuen zerfällt, wenn nicht etwa derselbe Vorgang sich an den noch nicht getrennten Individuen wiederholt und dadurch eine Kette hinter einander liegender Thiere zu Stande kommt (Fig. 425, p. 587). Derartig verläuft der Theilungsvorgang jedoch nicht immer, vielmehr kann dies auf weit einfachere, und vermuthlich ursprünglichere Weise geschehen, von welcher sich bis zu jenem complicirteren und wahrscheinlich erst später entstandenen, abgeleiteten Verhalten eine Reihe von Uebergängen verfolgen lässt.

Tricladen.

Die Tricladen besitzen in weitgehendem Masse die Fähigkeit, verloren gegangene Theile ihres Körpers zu ersetzen; bei Durchtrennung eines Thieres in ein vorderes und hinteres Stück werden Kopf und Schwanz neu gebildet, wie auch weit kleinere Stücke in der Lage sind, die fehlenden Partien zu ergänzen. Ein solcher Zerfall in zwei Theilstücke kann gelegentlich durch äussere Einflüsse bewirkt werden, indem sich nicht viel mehr als der Kopfabschnitt von dem übrigen Körper abtrennt und dieser sowohl wie der erstere zu einem vollständigen Thier ergänzt wird, so bei Planaria albissima und Pl. alpina nach den Beobachtungen von Sekera und Voigt. In

ganz ähnlicher Weise kann bei Landplanarien ebenfalls in Folge äusserer Einflüsse eine Durchtrennung des Körpers eintreten, die zur Wiederherstellung der zwei oder mehr auf diesem Wege erhaltenen Theilstücke führt, wie dies von BERGENDAL u. A. bei Bipalium beobachtet und durch die von MORGAN und CHILD unternommenen Regenerationsversuche bestätigt wurde (L. v. GRAFF, Monographie der Landplanarien, p. 241). Die Stelle, an welcher die Durchtheilung erfolgt, kann dabei eine verschiedene sein; bei den beiden genannten Planarien liegt sie weit nach vorn, bei anderen Süsswasserplanarien hingegen pflegt die Theilung viel weiter nach hinten und zwar hinter der Mundöffnung vor sich zu gehen. Es handelt sich bei diesen, wie gewiss auch bei anderen Planarien, um eine spontane Theilung, die zweifellos als ein Fortpflanzungsact zu bewerthen ist.

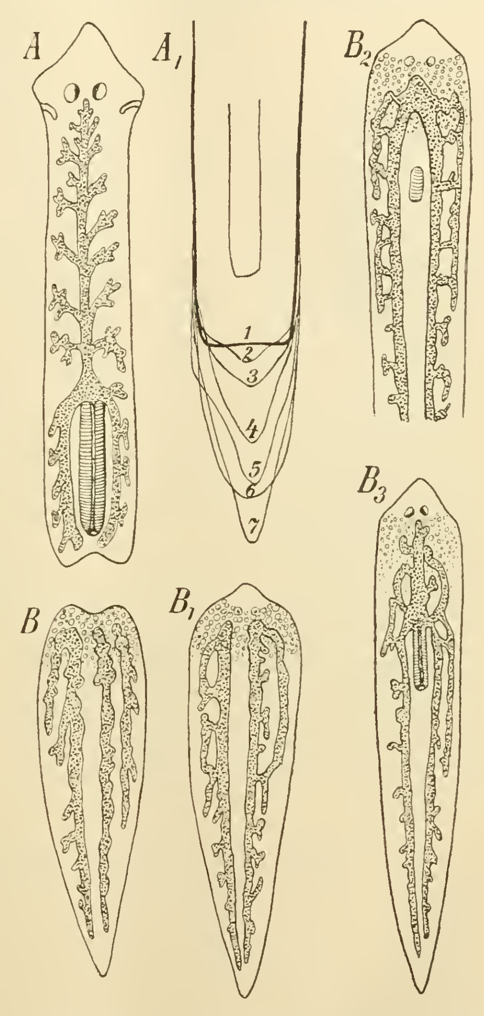


Fig. 422. Planaria maculata; spontaner Zerfall in zwei Theilstücke (A, B); A_1 die fortschreitende Ergänzung des Hinterendes am Vorderstück (1—7) in den Umrissen dargestellt; B_1—B_3 drei Stadien der Neubildung des Vorderendes am hinteren Theilstück, Auftreten der Regenerationsknospe, der Augen, des vorderen Darmastes und des Pharynx. (Nach W. C. CURTIS, 1902.)

Bei Polycelis cornuta, Planaria subtentaculata und bei der von CURTIS sehr eingehend daraufhin untersuchten Pl. maculata tritt hinter dem Mund oder an einer noch weiter gegen das Schwanzende hin gelegenen Stelle eine Einschnürung auf, die zur Loslösung des betreffenden grösseren oder kleineren Hinterstückes führt (Fig. 422 A u. B). Dieses sowohl wie das Vorderstück ergänzt sich je nach der Artzugehörigkeit oder den äusseren Verhältnissen mehr oder weniger rasch zu einer vollständigen Planarie, indem die fehlenden Theile mit den zugehörigen Organen durch Bildung eines Regenerationskegels und dessen allmähliche Vergrösserung und Differenzirung wieder hergestellt werden (Fig. 422 A_1 B_1—B_3). Die Neubildungen am Hinterende des Vorderstückes sind dabei ziemlich einfacher Natur, während am Vorderende des Hinterstückes der Kopf

mit Gehirn und Augen neugebildet und auch die vordere Darmpartie umgestaltet werden muss. Die beiden in Folge des Theilungsactes isolirten Darmäste vereinigen sich, und von dieser Stelle wächst dann der vordere unpaare Darmast aus (Fig. 422 B_2 B_3); weiter hinten ist der neue Pharynx entstanden und tritt mit dem Darm in Verbindung.

In dem geschilderten Fall, wie auch bei anderen Planarien, sind die beiden Theilstücke an Grösse nicht sehr verschieden, manche Planarien jedoch, so die Pl. cornuta, theilen sich rasch hinter einander mehrmals; noch ehe die verlorene Partie regenerirt ist, tritt eine neue Theilung ein, wie dies am Vorderstück der Pl. cornuta geschehen kann. Dann werden die abgeschnürten Theilstücke so klein, dass sie mit blossem Auge eben noch sichtbar sind, und doch entstehen aus diesen kleinen Stückchen wieder ganz vollständige, lebensfähige Thiere (Johnson, Voigt).

An den auf die besprochene Weise sich theilenden Planarien lässt sich bis unmittelbar vor Eintritt des Theilungsactes wenig bemerken, kaum dass kurz vorher eine um den Körper verlaufende Einschnürung auftritt, so dass also von einer Vorbereitung zur Theilung nicht recht die Rede zu sein scheint. Bei Pl. subtentaculata allerdings macht sich an der Theilungsstelle schon frühzeitig eine Einschnürung bemerkbar, die allmählich tiefer einschneidet; auch scheinen sich hier vorbereitende Vorgänge für die Neubildung der betreffenden Theile, besonders des Vorderendes, zu vollziehen (O. Zacharias, 1886). Dies wäre dann ein Uebergang zu dem Verhalten der von Kennel aufgefundenen Pl. fissipara, bei welcher die Organe bereits vor der Theilung angelegt werden. Bei dieser Planarie liegt die Theilungsebene, so wie meistens, hinter dem Pharynx, aber nicht nur, dass schon recht früh eine Querfurche auftritt, sondern es kommt hinter dieser zur Ausbildung des Gehirns und der Augen. Weiter nach hinten legt sich ein neuer, kleinerer Pharynx an und die beiden Darmäste dieser hinteren Körperpartie vereinigen sich durch Verdrängen des zwischenliegenden Körperparenchyms, um den vor dem (neuen) Pharynx gelegenen unpaaren Darmabschnitt zu bilden; kurz: die Hauptzüge der Organisation kommen an dem neu gebildeten Individuum bereits zum Ausdruck, wenn dieses noch mit dem anderen verbunden ist.

Das Auftreten neuer Organe vor dem Vollzug der Theilung und besonders dasjenige eines zweiten Pharynx erinnert an die bei einigen Planarien (Phagocata gracilis, Planaria montenegrina, anophthalma und teratophila) als ständiges Verhalten beobachtete sonderbare Erscheinung der Polypharyngie. Die genannten Planarien sind nicht nur im Besitz des einen gewöhnlichen Pharynx, sondern zu diesem kommen noch andere, unter Umständen nur 2—3, zumeist aber mehr, bis zu 14 und sogar bis zu 30 Pharynges hinzu (Fig. 423), die dann eine ziemlich verschiedene Grösse und Lage zeigen (Woodworth, Chichkoff, Mrázek, Steinmann). Eine solche Planarie mit ihren zahlreichen, in der Mitte des Körpers gelegenen und hinter dem Hauptpharynx auf einander folgenden Rüsseln erinnert entschieden an die mit mehreren Mundstielen versehenen Medusen, besonders Gastroblasta, wie sie von A. Lang abgebildet wird. Bei diesen handelt es sich um Vorbereitungen zu nicht vollzogenen Theilungen, und die Vermuthung,

dass man es bei der Polypharyngie der Planarien mit derselben Ursache zu thun habe, liegt jedenfalls sehr nahe. Sie ist auch zur Erklärung der höchst eigenartigen Erscheinung herangezogen worden (Mrázek, Steinmann).

Ein bestimmter Anhalt dafür, dass die Polypharyngie der Planarien auf eine unterdrückte Quertheilung zurückzuführen ist, konnte freilich bisher nicht gefunden werden, so dass man, wie schon vorher, doch wieder an ein teratologisches Verhalten dachte, zumal eine abnorme Mehrfachbildung des Pharynx nicht allzu selten vorzukommen scheint und auch bei solchen Arten beobachtet wurde, die sonst nur durch den Besitz eines Pharynx ausgezeichnet sind, wie z. B. bei Pl. polychroa und Polycelis nigra (Hallez, Chichkoff). Diese Anschauung vertritt ganz neuerdings auch Wilhelmi (1909) auf Grund seiner an marinen Tricladen gemachten Beobachtungen, wonach deren Pharynx beim Fressact leicht verloren geht und gelegentlich wohl auch durch eine Mehrfachbildung ersetzt werden kann. Auf diese Weise sei aus der gelegentlich auftretenden Polypharyngie die für die oben genannten Arten characteristische Eigenthümlichkeit entstanden.

Fig. 423. Planaria montenegrina, Flächenschnitt, welcher das Darmsystem und die auf den Hauptpharynx in zwei Reihen auf einander folgenden Pharynges erkennen lässt. (Nach A. Mrázek, 1904.)

Für die Erklärung der Polypharyngie bei den Süsswasser-Tricladen erscheint noch die Thatsache erwähnenswerth, dass zuweilen auch bei Pl. alpina ein zweiter Pharynx gefunden wird (Mrázek). Freilich gewinnt dieses Vorkommniss insofern eine andere Bedeutung, als die beiden polypharyngealen Arten Pl. montenegrina und anophthalma die allernächsten Beziehungen zu Pl. alpina haben sollen und möglicherweise von ihr herzuleiten sind. In ihren morphologischen Characteren scheinen beide Arten mit Pl. alpina eine weitgehende Uebereinstimmung zu zeigen und hauptsächlich nur in den Merkmalen der Polypharyngie, der Pigmentarmuth und der Augenlosigkeit von ihr abzuweichen, so dass man es nach Mrázek's Auffassung mit der Bildung zweier neuer Arten zu thun haben möchte, die aus Pl. alpina hervorgegangen seien und für deren Zustandekommen, besonders hinsichtlich des Auftretens neuer Organe (Polypharyngie) Mutationen verantwortlich zu machen wären. Als Stütze dieser Auffassung wird von Mrázek ferner das durch Steinmann festgestellte gelegentliche Auftreten der Polypharyngie bei Pl. alpina herangezogen, durch welches Verhalten Uebergangsformen zwischen dieser Planarie und den oben genannten beiden Arten gewonnen würden. Steinmann selbst bleibt gegenüber der teratologischen Auffassung der Polypharyngie (Wilhelmi) aus verschiedenen, auch in der Orientirung der neu hinzu kommenden Rüssel ge-

gebenen Gründen weiterhin wie Mrázek der Meinung, dass die Ursache der Polypharyngie in der Unterdrückung der Theilung und der schliesslichen Vererbung dieses Vorganges zu suchen sei.

Rhabdocöle.

In noch ausgesprochenerem Masse als es oben für eine Planarie dargestellt wurde, wird die Theilung durch Ausbildung der neuen Organe bei den Rhabdocölen eingeleitet, bei denen ausserdem die Theilungen so rasch auf einander folgen, dass man mehr als zwei Individuen mit einander verbunden sieht und schliesslich ganze Ketten gebildet werden. Am besten bekannt und wiederholt untersucht sind die Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei Microstomum und Stenostomum, doch verlaufen sie bei Catenula und Alaurina in ähnlicher Weise (v. Graff, Hallez, v. Wagner, Ott, Sabussow, Keller, Child, Mrázek, Brinkmann).

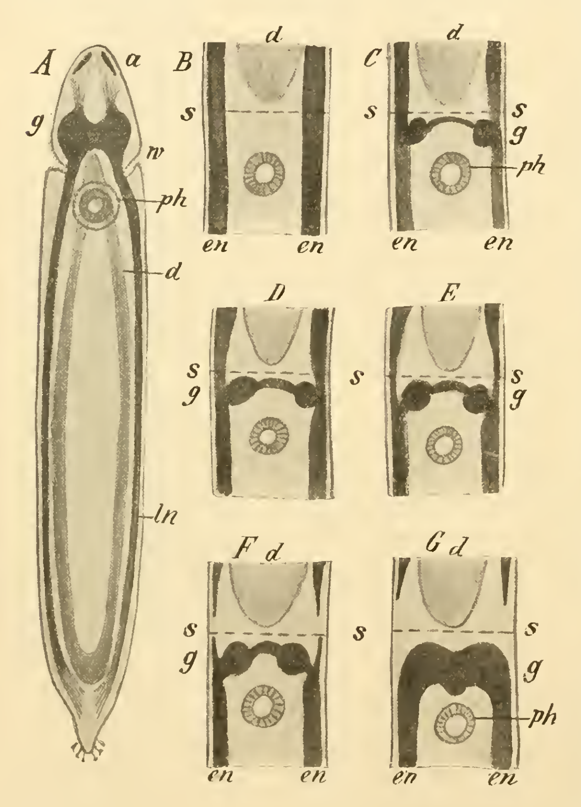


Fig. 424. Microstomum lineare. *A* Einzelthier und *B*—*G* Schemata des Theilungsvorgangs im Hinblick auf die inneren Organe. (Nach F. v. Wagner, 1890.)

a Augen, *c* Gehirncommissur, *d* Darm, *g* Gehirn, *ln* und *en* Längsnervenstämme, *ph* Pharynx, *s* Scheidewand, *w* Wimpergrübchen.

Bei Microstomum wie bei Stenostomum sind es jugendliche, der Geschlechtsorgane noch entbehrende Individuen, welche sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen. An ihnen wird die Theilungszone etwa in der Körpermitte oder bis zum Beginn des letzten Körperdrittels durch eine ringförmige Einschnürung (bei Stenostomum) oder durch das Auftreten einer Bindegewebsmembran markirt. Letztere leitet bei Microstomum den Theilungsvorgang ein und erst nach ihr werden die Organe angelegt, während diese bei Stenostomum auftreten, ohne dass die Trennungslinien am Körper angedeutet sind. Hinter der Scheidewand legen sich bei Microstomum die Augenflecke an und weiter nach hinten treten die Wimpergrübchen (als Einsenkungen der Oberhaut) auf; ebenfalls ziemlich dicht hinter dem Septum entstehen in Verbindung mit den Längsnervenstämmen die

beiden Gehirnganglien mit ihrer Quercommissur (Fig. 424 *B—G*, und Fig. 425). Nach v. WAGNER's Darstellung gehen diese nervösen Theile hauptsächlich aus den in ihrer Umgebung gelagerten Bildungszellen des Parenchyms hervor. Wenn die im Parenchym gelegenen Bildungszellen nicht etwa indifferenter Natur und ectodermaler Herkunft sind, sondern wie es den Anschein hat, den mesodermalen Partien angehören, so würde hier also eine Abweichung von der embryonalen Entstehungsweise der Organe vorliegen. Das Gleiche gilt für die Bildung des Pharynx, welcher ebenfalls aus einer etwas weiter nach hinten gelegenen Anhäufung derartiger Bildungszellen des Parenchyms seinen Ursprung nimmt, während er in der Embryonalentwicklung aus einer grubenförmigen Ectodermeinsenkung hervorgeht (v. WAGNER).

Wenn die Organe des vorderen Körpertheils so weit ausgebildet sind, dass die damit ausgerüsteten Individuen lebensfähig wurden, so tritt die Einschnürung auf, welche bald immer tiefer wird, auch den Darm durchschnürt und beide Individuen von einander trennt. Dieser Vorgang verläuft sehr glatt und ohne nennenswerthe Schädigungen am Körper, die sowohl am Vorderende, wie an dem nur sehr unerhebliche Veränderungen erfahrenden Hinterende rasch ausgeglichen werden. Die sich von einander lösenden Individuen pflegen übrigens keine Einzelthiere zu sein, sondern an ihnen waren bereits vor der Theilung ganz in der soeben geschilderten Weise die Anlagen neuer Individuen aufgetreten (Fig. 425 *A* und *B*). Dies geschah zuerst an jedem der beiden, durch die Theilungsebenen (bei Microstomum durch die Scheidewand) markirten Individuen, so dass dadurch 4 Individuen angedeutet sind, an denen derselbe Vorgang auftritt, der sich dann nochmals wiederholen kann, so dass also Ketten von 8 und 16 mehr oder weniger ausgebildeten Individuen zu Stande kommen (Fig. 425). Bei Microstomum lineare sind 6—8 Individuen das durchschnitt-

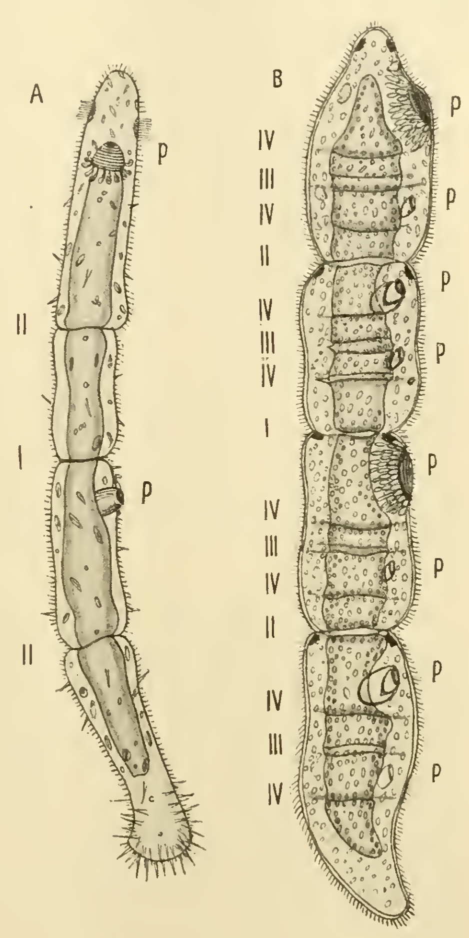


Fig. 425. *A* Stenostomum Sieboldi, *B* Microstomum lineare in Theilung. (Nach L. v. GRAFF, 1875 u. 1882.)

I—IV Theilungsstellen erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung, *p* der Pharynx der einzelnen Individuen.

liche Maximum der Kettenverbände, während bei Stenostomum leucops die Individuenzahl eine geringere zu sein pflegt, aber auch bei Stenostomum können bis zu 8 Individuen mit einander verbunden sein und bei Microstomum kommen sogar Ketten von 16—18 Individuen vor (Hallez, v. Graff, v. Wagner, Keller, Ott). Es braucht nicht besonders bemerkt zu werden, dass diese Ketten ganz vorübergehender Natur sind; ihr Zerfall erfolgt durch wiederholte Zweitheilungen, so dass also zwei bereits wieder aus mehreren Kettengliedern bestehende Stöcke von einander getrennt werden, an denen sich dann der entsprechende Vorgang abermals vollzieht. Die Durchtrennung geschieht, wenn die beiden Individuen die nöthige Ausbildungsstufe erlangt haben.

Bei der Theilung mit vorhergehender Regeneration (Paratomie, v. Wagner) kann der eigentliche Theilungsact besser vorbereitet werden und verläuft in Folge dessen ohne so weit gehende Eingriffe wie bei der Architomie. Die Substanzverluste sind im ersteren Fall weit geringer, die Neubildungsvorgänge verlaufen ganz allmählich und dürften somit den Körper weniger beeinflussen. Wenn die Durchtheilung erfolgt, können die Organe bereits die Functionsfähigkeit haben oder ihr doch nahe sein, so dass die neu entstandenen Individuen schon sehr bald dem Nahrungserwerb nachgehen können und dann ebenso lebensfähig sind wie die Individuen, aus denen sie hervorgingen. Bei den durch Architomie entstandenen Thieren ist dies zunächst nicht der Fall, sondern sie müssen eine Ruheperiode durchmachen, bis ihre Organe diejenige Ausbildung erlangt haben, welche diese Thiere zu einer normalen Lebensführung befähigt.

Generationswechsel. Innere Entwicklungsvorgänge. Insofern die zur Theilung schreitenden Einzelthiere der Geschlechtsorgane entbehren und dies auch bei den aus ihnen hervorgehenden, sich ebenfalls durch Theilung vermehrenden Individuen der Fall ist, während erst die später ausgebildeten Individuen die Geschlechtsreife erlangen, war man geneigt, den Rhabdocölen einen **Generationswechsel** zuzuschreiben. Nach einem von L. v. Graff (1882) ausgesprochenen und von F. v. Wagner (1908) auf Grund seiner ausgedehnten Erfahrungen gebilligten Satz, scheint es, dass „auf eine Reihe sich bloss ungeschlechtlich fortpflanzender Frühlings- und Sommergenerationen eine abschliessende Herbstgeneration folgt, deren Sprösslinge sich insgesammt geschlechtlich entwickeln, die Begattung vollziehen und dann absterben, um aus ihren Eiern im nächsten Jahr eine ungeschlechtliche Generation hervorgehen zu lassen". Dies gilt zunächst für Microstomum, dürfte sich aber bei den anderen Rhabdocölen ähnlich verhalten, wobei jedoch durch äussere Beeinflussungen mancherlei Modificationen hervorgebracht werden können (v. Wagner, 1908, p. 2453 ff. u. 2475 ff.). Bei Microstomum und Stenostomum sowohl wie bei Catenula und Alaurina beginnt die Ausbildung der Geschlechtsorgane schon an den Zoiden des Kettenzustandes, schreitet aber erst später fort und die Thiere erlangen ihre Geschlechtsreife erst, wenn sie frei geworden sind.

Auf Grund der von Hallez gemachten Angabe, dass die Anlage des neuen Individuums am Beginn des letzten Körperdrittels auftrete,

um erst von hier nach der Körpermitte vorzurücken und weil in Folge der rasch auf einander folgenden Theilungen leicht der Eindruck erweckt wird, als ob man es bei der aus zahlreichen Individuen bestehenden Kette mit einem „Stammthier“ zu thun hätte, von welchem sich in gesetzmässiger Reihenfolge kleinere Zoide loslösen, kam man zu der Anschauung, dass es sich bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Rhabdocölen um eine „terminale Knospung“ handele, für welche sich bestimmte Knospungsgesetze aufstellen liessen (v. Graff, 1882, p. 174). Die späteren Autoren und besonders v. Wagner, der sich eingehend mit der Frage beschäftigte (1890 u. 1908) behandeln den Vorgang, so wie er auch hier dargestellt wurde, als echte Theilung.

Den bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Stenostomum sich vollziehenden äusseren und inneren Bildungsvorgängen ist neuerdings besonders von Child genaue Aufmerksamkeit geschenkt worden. Es handelt sich dabei um den Ablauf der auf natürlichem Wege vor sich gehenden Veränderungen, sowie um die Reaction gewissen Eingriffen gegenüber. Bezüglich der bemerkenswerthen, aber mehr vom entwicklungsphysiologischen Standpunkt interessirenden Fragen muss auf die Originalarbeiten verwiesen werden. Dagegen ist hier noch eines schon vorher angedeuteten Punktes, nämlich gewisser Beziehungen oder vielmehr Verschiedenheiten Erwähnung zu thun, die sich zwischen den mit der Theilung verbundenen Regenerationsvorgängen und der Embryonalentwicklung der betr. Organe ergeben.

Dass die Gehirnganglien und der Pharynx nach der besonders von F. v. Wagner vertretenen Auffassung entgegen ihrer ontogenetischen Entstehung nicht aus dem Ectoderm, sondern vielmehr aus (mesodermalen) Bildungszellen des Parenchyms hervorgehen sollen, wurde bereits erwähnt. Dem hat man freilich entgegengehalten, dass es sich in diesen „Bildungszellen“ um indifferente Elemente handele, die den betr. Keimblättern zugerechnet werden könnten, so dass also die regenerative und embryonale Entwicklung dennoch in Uebereinstimmung wäre, wenn es auch zunächst den gegentheiligen Anschein hat (Keller). Insofern dem Unterschied der Keimblätter und der Differenzirung der Organe aus ihnen in den neueren Arbeiten über die Embryonalentwicklung der Rhabdocölen nur eine sehr geringe Bedeutung beigelegt, bezw. ihr Vorhandensein überhaupt in Abrede gestellt wird (Bresslau, 1904), will es zunächst wenig erfolgreich erscheinen, diese Frage weiter zu verfolgen, jedoch hebt v. Wagner (1908) mit Recht hervor, dass ganz unabhängig von der Bewerthung der Keimblätter die Verschiedenheit in der Bildungsweise des Gehirns und Pharynx bei der regenerativen und Embryonalentwicklung bestehen bleibt.

Die letztere Auffassung gilt nach den Beobachtungen von O. Zacharias (1885) und Mrázek (1906), allerdings wieder in anderer Weise, für den Darmkanal von Catenula. Bei diesem Rhabdocöl soll zwar an den Zoiden der Kette der neue Pharynx durch Einstülpung von aussen gebildet werden, dagegen entstände der gesammte Darm der Sprösslinge unabhängig von dem vorhandenen Darmkanal, der blind vor der neuen Pharynx-Darmanlage endigt, so dass der hintere Sprössling aus einem darmlosen Theil des Körpers hervorgeht. Von der neu entstandenen Pharynxdarmanlage aus bildet sich dann der Darm des Sprösslings in Form eines Blindsacks, d. h. also von einem Bildungsmaterial aus, welches mit dem Entoderm nicht das Geringste zu schaffen hat; wenigstens nicht mit dem alten Darmapparat, muss man auf Grund

dieser Beobachtungen sagen. Ob aber hier wirklich eine Differenz vom embryonalen Geschehen vorliegt, wie Mrázek annimmt, oder nicht möglicher Weise gerade eine Uebereinstimmung stattfindet, würde sich erst erkennen lassen, wenn man bestimmt weiss, ob der Pharynx durch Einstülpung von aussen her und der Darm durch weitere Fortsetzung dieses Processes gebildet wird, oder ob nicht vielmehr die im Parenchym vorhandenen Bildungszellen den Darmblindsack liefern, wie dies nach dem Verhalten anderer Organe jedenfalls vermuthet werden kann und wie es nach Bresslaus Beobachtungen der Darmentwicklung anderer Rhabdocölen nicht unwahrscheinlich wäre. Aber bezüglich dieser wichtigen und allgemein interessirenden Fragen müssen noch eingehendere Feststellungen der betr. regenerativen und embryonalen Vorgänge abgewartet werden.

B. Trematoden.

Im Gegensatz zu den Turbellarien tritt bei den Trematoden die ungeschlechtliche Fortpflanzung (durch Theilung) nur ganz ausnahmsweise auf, und zwar bei den ausgebildeten, d. h. den vollen Geschlechtsapparat erlangenden Thieren überhaupt nicht mehr, sondern nur gelegentlich in der Sporocystengeneration, während den etwas höher organisirten Redien die Fortpflanzung durch Theilung anscheinend nicht mehr zukommt. Wie es scheint, können sich die sehr jungen und einfach organisirten Sporocysten mancher Distomeen dadurch vermehren, dass sie sich durchschnüren, wodurch gewiss die unter Umständen in ein und demselben Wirtsthier vorkommende grosse Menge von Sporocysten zu erklären ist. Sehr naheliegend erscheint eine Ablösung von Theilen der Sporocyste dann, wenn diese Ausläufer und sich vielfach verzweigende Aeste treibt. Dies ist bei manchen Sporocysten der Fall, die dann den ganzen Körper der Schnecke, in welcher sie leben, durchsetzen können. Bekannte Beispiele solcher sich mehr oder weniger weit verzweigender Keimschläuche sind die Cercaria ornata aus Limnaeus stagnalis, das Leucochloridium paradoxum (Distomum macrostomum) aus der Bernsteinschnecke und die den Bucephalus beherbergenden Sporocysten des Gasterostomum aus verschiedenen Muscheln. Grösstentheils handelt es sich dabei um stark verzweigte Keimschläuche, die aber den Weg anzeigen, wie von dem Keimschlauch aus isolirte Theile entstehen können (Leuckart, Paras. des Menschen, II. Aufl. Trematod., p. 105).

Was die Entstehung der Cercarien in den Redien und der Cercarien und Redien in den Sporocysten, d. h. jene bei den Trematoden eine so wichtige Rolle spielenden Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge anbetrifft, welche man unter verschiedenen Bezeichnungen (innere Knospung, Keimkörnerbildung, Sporogonie u. s. f.) der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zuzurechnen pflegte, so betrachtet man sie heute wohl richtiger als eine modificirte Form der geschlechtlichen Fortpflanzung. Die Bildung der in den Keimschläuchen entstehenden Individuen aus den Keimballen und der letzteren aus einzelnen Wandzellen zeigt eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung mit der Embryonalentwicklung, so dass es nahe liegt, jene einzelnen Zellen als Keimzellen anzusehen, welche durch einen Furchungsvorgang die Keimballen aus sich hervorgehen lassen. Es würde sich also um eine parthenogenetische Entwicklung handeln und die Individuen (Sporocysten, Redien), welche die neue Generation (Redien, Cercarien) in sich

entstehen lassen, erscheinen als modificirte Geschlechtsindividuen, deren Geschlechtsapparat sich ebenso wie die gesammte Organisation ungemein vereinfacht hat. Der ganze Entwicklungsgang fällt dann nicht unter den Begriff des echten Generationswechsels, sondern der Heterogonie, wie er wohl auch jetzt ziemlich übereinstimmend aufgefasst wird.

Der Beweis für die Keimzellennatur der die Keimballen liefernden Zellen ist als erbracht anzusehen, wenn es gelingt, bei ihnen die Reifungsvorgänge der Geschlechtszellen nachzuweissen. Thatsächlich glaubte man, Richtungskörper auffinden zu können (Reuss, 1903; Haswell, 1903; Tennent, 1906), doch war ein zwingender Beweis hierfür nicht erbracht (Rossbach, 1906), bis Cary ganz neuerdings bei Diplodiscus temporatus, einem dafür anscheinend besonders geeigneten Object, die zur Richtungskörperbildung führenden Reifungstheilungen an den Keimzellen („parthenogenetischen Eiern") der Sporocyste beschrieb (Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. 28, 1909).

C. Cestoden.

Als ungeschlechtliche Fortpflanzung wurde sowohl die Entstehung der Proglottiden, wie diejenige der Scoleces aufgefasst. Huldigt man der Anschauung, dass die Proglottiden auf ungeschlechtlichem Wege entstandene Individuen sind, so erscheint der Bandwurm als Kette von Individuen, als Thierstock. Die Frage, ob er als solcher anzusehen, oder nicht vielmehr als Einzelthier zu betrachten ist, wurde bis in die neueste Zeit immer wieder aufgeworfen. Leuckart sah die Bandwurmkette bekanntermassen als Thierstock an; von anderen Forschern, die sich besonders mit der Frage der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beschäftigten und denselben Standpunkt einnahmen, seien A. Lang (1894 und 1903), v. Kennel und Seeliger erwähnt. „Schwierigkeiten bleiben bestehen, gleichviel ob man sich für die eine oder die andere Auffassung ausspricht", sagt M. Braun (1908, p. 204), um nur noch einen, auf diesem Gebiet besonders erfahrenen, Forscher zu nennen, und er findet es „beinahe mehr eine Sache des Geschmacks, in dem einen oder dem anderen Sinne zu urtheilen" (Cestoden, Bronn's Class. u. Ordn., p. 1182), welcher Meinung man auch bei anderen neueren Autoren begegnet (Curtis, 1907). Also wird sich bei einer Behandlung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung diese alte Streitfrage nicht ganz ausschalten lassen, obwohl sie von anderen Forschern, die sich mit der Morphologie des Bandwurmkörpers beschäftigten, so von Spengel, in der auch hier vertretenen entschiedenen Weise, d. h. im Sinn einer „Monozootie" der Cestoden, beantwortet wird.

Die Entstehung der Proglottiden.

Die Hauptgründe für die Annahme einer Individualität der Proglottiden und ihre Entstehung in Folge eines Knospungsprocesses vom Scolex aus liegen in ihrer Ausstattung mit einem vollständigen, in den einzelnen Gliedern sich wiederholenden Geschlechtsapparat, sowie in der Fähigkeit, sich vom Hauptkörper abzulösen und längere Zeit frei zu leben. Bei verschiedenen, besonders in Haifischen lebenden Cestoden, Callibothrien und Echinobothrien, erstreckt sich diese Fähigkeit sogar so weit, dass die Loslösung in einem frühen Ausbildungs-

zustand erfolgt und die isolirten Proglottiden noch bedeutend wachsen und währenddessen ihren Genitalapparat zur Ausbildung bringen. Ein Beispiel für dieses Verhalten ist neuerdings besonders bekannt geworden, nämlich der als Urogonoporus armatus (aus dem Darm von Acanthias vulgaris) beschriebene Cestode (Lühe, 1902), der in Gestalt einzelner Proglottiden auftritt und von dem gezeigt werden konnte, dass er von einem in die Familie der Tetraphylliden gehörigen Bandwurm, Trilocularia gracilis abstammt (Odhner 1904). Von diesem kleinen im Haifischdarm lebenden Bandwurm waren bis vor Kurzem nur unreife, gewöhnlich 10, höchstens 25 mm lange Ketten bekannt, deren hintere Glieder sich ungemein leicht ablösen. Die längsten im Kettenverband gefundenen Proglottiden sind 0,2 mm lang; an freien 0,4 mm langen Gliedern treten die Anlagen der Genitalorgane auf. Während diese zur vollen Ausbildung gelangen und die Proglottiden die Geschlechtsreife erreichen, werden sie bis zu 2 mm lang. Sie wachsen also während ihres vom Stammkörper unabhängigen Lebens etwa auf das Fünffache ihrer ursprünglichen Länge heran, vervollkommnen sich in ihrer Organisation bedeutend und bringen sogar einen Haftlappen am Vorderende zur Ausbildung, mit dem sie sich an die Darmwand anheften. Ganz ähnlich verhalten sich die ebenfalls als einzelne geschlechtsreife Proglottiden und mit Haftlappen versehenen Cestoden, die als Wageneria beschrieben wurden und wahrscheinlich wie Urogonoporus zu einem Tetraphylliden gehören (Lühe, Odhner).

Wenn eine derartige weitgehende Ausbildung der bereits von der Kette abgelösten Glieder möglich ist, wie sie aus den beiden hier angeführten Beispielen hervorgeht, so ist es begreiflich, dass den mit einem eigenen, vollständigen Geschlechtsapparat ausgestatteten Proglottiden der Werth eines selbständigen Individuums beigelegt werden konnte. Dass wir uns aber dieser Auffassung jetzt ebenso wenig wie früher (I. Aufl., Spec. Theil, p. 129) anzuschliessen vermögen, ergiebt sich aus Gründen anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Natur. Die verschiedenen Organsysteme, wie besonders das Nervensystem, aber auch die Musculatur und der Excretionsapparat, erscheinen einheitlich für die ganze Bandwurmkette und nicht für die einzelne Proglottis, sprechen also für die Individualität der ersteren und nicht der Glieder. Das Gleiche gilt auch für die Ontogenie, welche den Bandwurm von der Oncosphaera bis zum Scolex als ein einheitliches Individuum erscheinen lässt. Bekanntermassen bleibt die Einheitlichkeit bei Formen wie Amphilina und Caryophyllaeus auch insofern gewahrt, als ihr Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden ist und sich also ebenso einheitlich wie die anderen Organsysteme erweist. Solche Cestoden (oder Cestodarien), deren Genitalsystem im Ganzen demjenigen eines Trematoden oder Turbellars entspricht, sind wir geneigt, für den Ausgangspunkt zu halten, wobei wir die Frage nicht weiter zu untersuchen haben, ob sie auf die ihnen in Bau und Lebensweise vielfach recht ähnlichen Trematoden zurückzuführen sind, oder möglicher Weise direct von den für gewöhnlich frei lebenden, gelegentlich aber doch auch parasitisch auftretenden Turbellarien hergeleitet werden müssen (E. Lönnberg, 1897, J. W. Spengel, 1905). Um von diesen als ursprünglich betrachteten Cestoden den Uebergang zu den gegliederten Bandwürmern zu finden, handelt es sich um eine Erklärung der Vervielfachung des Geschlechtsapparats, die wohl aus

dem Bedürfniss der Production einer enormen Menge von Geschlechtszellen abzuleiten und für die auch bei den typischen Cestoden noch weiterhin eine gewisse Tendenz vorhanden ist. Bei recht verschiedenartigen Cestoden, sowohl in der Familie der Bothriocephaliden wie der Täniaden kann innerhalb der Proglottis eine theilweise oder fast vollständige Verdoppelung des Geschlechtsapparats eintreten, wie aus den bekannten Beispielen des Diplogonoporus und Bothriocephalus variabiils, sowie des Dipylidium hervorgeht. Vielleicht ist zunächst eine solche Verdopplung und Mehrfachbildung des Genitalsystems eingetreten, wobei die einzelnen Apparate aus Gründen der besseren Raumvertheilung hinter einander zu liegen kamen. Der Vervielfältigung des Geschlechtsapparates folgte dann eine Sonderung der betr. Körperabschnitte, die zur Bildung der Proglottiden und schliesslich zu deren Befähigung führte, sich abzulösen und eine gewisse Selbständigkeit zu erlangen, wobei ihnen aber der Character als Theilstücke eines gemeinsamen Ganzen verbleibt. Das Individuum ist die „Bandwurmkette", deren Gliederung infolge des Bedürfnisses der gesteigerten Hervorbringung von Geschlechtsproducten und ihrer besseren Verbreitung zu stande kam. Ein Analogon zum Ablösen der Gliederreihen ist übrigens bei den Anneliden vorhanden, bei welchen sich ebenfalls hintere Körperpartien lostrennen, um den in ihnen enthaltenen Geschlechtsproducten eine bessere Verbreitung zu schaffen (vgl. p. 609).

Die Ausbildung der Proglottiden pflegt so vor sich zu gehen, dass die reifsten und grössten von ihnen am Hinterende liegen, der Ausbildungszustand nach vorn hin also ständig abnimmt. Nach neueren Beobachtungen von Curtis scheint dies jedoch nicht immer so zu sein, sondern bei einem in Carcharias lebenden Crosso-bothrium (C. laciniatum) ist die nach dem gewöhnlichen Typus sich verhaltende und mit den grössten Gliedern hinten endigende Proglottidenkette durch ein ziemlich langes ungegliedertes Stück von einer vorderen Proglottidenstrecke getrennt. Diese zeigt jedoch die grössten Glieder dicht am Scolex, während die Proglottiden nach hinten zu immer schmäler werden und sich in das ungegliederte Stück verlieren. Das ist also gerade die umgekehrte Anordnung der Glieder wie in dem hinteren Stück und wie sie sonst gewöhnlich angetroffen wird. Um echte Proglottiden soll es sich bestimmt handeln, und wenn das richtig ist, müsste deren Bildung auf verschiedene Weise vor sich gehen können; dies ist immerhin denkbar, freilich würde das sehr eigenartige Verhalten seine Aufklärung wohl erst durch weitere Beobachtungen an anderen Cestoden finden, welche Uebergänge dazu böten. Bisher sind solche unseres Wissens nicht bekannt geworden.

Wie gesagt, liess sich die Frage nach der Auffassung des Bandwurmkörpers hier nicht ganz umgehen, da wir jedoch den Bandwurm aus den angegebenen Gründen nicht als Thierstock, sondern als Individuum ansehen, so erscheint ein weiteres Eindringen in die Frage an dieser Stelle nicht nöthig. Wir dürfen also auf das früher bei Besprechung der Embryonalentwicklung Mitgetheilte, sowie auf die historische Darstellung von M. Braun und die eingehende Discussion der Frage hinweisen, welche J. W. Spengel vor Kurzem (mit dem schon oben angedeuteten Ergebniss) vorgenommen hat.

Mit dem hier behandelten Gegenstand nicht in directem Zusammenhang, wenn auch für die ganze Auffassung des Bandwurmkörpers sehr wichtig, ist die Frage, auf welche Weise man ihn eigentlich zu orientiren hat. Ziemlich übereinstimmend und anscheinend dem natürlichen Verhalten am besten entsprechend, sieht man den Scolex als das Vorderende an, von dem sich die Proglottidenkette nach hinten erstreckt. Ausgehend davon, dass bei der Oncosphaera, ihrer Bewegungsrichtung entsprechend, der Hakenpol der vordere sei, der Scolex jedoch am entgegengesetzten Pol angelegt wird, wie es durch das Verhalten der geschwänzten, aber auch mancher schwanzlosen Cysticercen und sogar der Bandwürmer selbst (Caryophyllaeus, Archigetes) erwiesen wird, hat man die Orientirung des ausgebildeten Bandwurms umgekehrt und seinen Scolex für das mit Haftapparaten versehene Hinterende erklärt (L. Cohn, 1907). Dabei würde es sich freilich um eine genaue Prüfung des Ausgangspunktes, d. h. um die Entscheidung der Frage handeln, welcher Pol der Oncosphaera in Wirklichkeit als Vorderende aufzufassen ist. Aber diese Frage würde, wie zum Theil auch die andere, in Verbindung mit den Vorgängen der Embryonalentwicklung zu untersuchen sein und soll deshalb hier nicht weiter behandelt werden. Ebensowenig konnte dem Verhältniss der als Cestodarïer bezeichneten Formen (Amphilina, Gyrocotyle, Caryophallaeus) zu den echten Cestoden eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden, obwohl sie für die Auffassung der Cestoden von grosser Bedeutung sind. Im Zusammenhang mit dem Vorhergehenden sei nur erwähnt, dass auch der Amphilina eine gegen die bisherige Auffassung umgekehrte Orientirung zu geben versucht wurde (Cohn, 1904).

Die Entstehung der Scoleces (Knospung und Generationswechsel).

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, nehmen wir in der Entwicklung des Bandwurms von der Oncosphaera bis zum Scolex mit seiner Gliederreihe eine vollständige Continuität an und betrachten dementsprechend diesen Entwicklungsgang als Metamorphose. Wenn die Continuität durch den Wegfall fast des ganzen Blasenwurmkörpers anscheinend unterbrochen wird, und dabei nur der an einem sehr beschränkten Theil des Cysticercus entstandene, wenig umfangreiche Scolex übrig bleibt, so handelt es sich bei diesem Vorgang nur um ein Abwerfen nicht mehr verwendbarer Theile, wie er in ähnlicher Weise aus der Nemertinen- und Echinodermen-Entwicklung bekannt ist. Der Scolex entsteht an der Blasenwand in Form einer kleinen, nach innen vorwachsenden Verdickung, deren bald auftretende Höhlung mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Dass er nach innen hin gebildet und erst später (gewöhnlich nach erfolgter Uebertragung) nach aussen umgestülpt wird, dürfte mit den eigenartigen biologischen Verhältnissen, dem Leben in compacten Organen anderer Thiere und der Ueberführung aus diesen in ein neues Wirtsthier zusammenhängen; in dessen Darm erlangt der Scolex bekanntermassen erst seine endgültige Gestalt, indem er nach dem Abwerfen der Blase und seinem Festsetzen an der Darmwand mit zunehmendem Wachsthum zur Proglottidenbildung übergeht.

Damit im Ganzen übereinstimmend, vollzieht sich die Bildung des Scolex auch dann, wenn dieser nicht, wie gewöhnlich, in der Einzahl, sondern zu mehreren am Cysticercus entsteht. Diese Uebereinstimmung, sowie das knospenartige Auftreten des Scolex am Blasenwurm, führten

zu der vielfach vertretenen Annahme, dass der Scolex überhaupt, d. h. auch dann, wenn er nur in der Einzahl vorhanden ist, einem Knospungsprocess seinen Ursprung verdankt. Man fasste also die Scolexbildung ebenso wie diejenige der Proglottiden als einen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsact auf und sah dann den hier als einfache Metamorphose betrachteten Entwicklungsgang des Bandwurms aus einer zweimaligen ungeschlechtlichen Generationsfolge (Scolex, Proglottis) und einer auf geschlechtlichem Wege entstandenen Generation (Oncosphaera = Cysticercus) bestehen.

Aus der morphologischen Uebereinstimmung der in der Einzahl und Mehrzahl am Cysticercus entstandenen Scoleces wird man keinesfalls darauf schliessen dürfen, dass die Art ihrer Erzeugung unbedingt die gleiche sein müsse, zumal auch bei anderen Thieren (Hydroiden, Anthozoen, Bryozoen) die auf geschlechtlichem und ungeschlechtlichem Wege erzeugten Individuen hinsichtlich ihrer Morphologie eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen können. Wenn diese bei den Cestoden eine ganz besonders grosse ist, so mag es vielleicht daran liegen, dass die Metamorphose der aus dem Ei hervorgehenden Larve nicht direct zur Ausbildung des Endstadiums (Scolex) führt, sondern dass in Folge der verwickelten biologischen Verhältnisse erst noch ein Zwischenstadium eingeschoben wird, indem sich die Oncosphaera zu dem umfangreichen Cysticercus umgestaltet. An diesem erst kommt dann der Scolex zur Ausbildung, wie auch die in mehrfacher Anzahl vorhandenen Scoleces von ihm ausgehen. So ist es eigentlich nur das Endstadium in der Entwicklung des auf geschlechtlichem Wege erzeugten Individuums, welches mit der Bildungsweise der durch Knospung entstandenen Scoleces übereinstimmt. Vergleicht man dieses Verhalten mit demjenigen anderer Thiere, etwa der Cölenteraten, so findet man bei ihnen ebenfalls, dass der erste Polyp (hier Scolex plus Cysticercus) durch Umwandlung des ganzen Larvenkörpers, die folgenden Polypen aber nur aus dem sehr beschränkten Gebiet der Knospenanlage ihren Ursprung nehmen. Die bei diesem Vergleich immer noch bestehen bleibende Differenz der späten Anlage und Ausbildung des Scolex an einem ebenfalls wenig umfangreichen Bezirk des Cysticercus würde eben durch das höchst voluminöse Auswachsen der Larve zu erklären sein. Dass sich bei Cysticercen mit mehreren Scoleces der erste (auf geschlechtlichem Wege entstandene) Scolex von den später (durch Knospung zu Stande gekommenen) Scoleces nicht besonders auszeichnet, findet sein Analogon, wie gesagt, bei manchem der oben genannten Thierformen, bei denen das Gleiche der Fall sein kann.

Bei dem grossen Interesse, welches die Bildung der Scoleces und ihre Beziehung zum Cysticercus wie zur Bandwurmkette vom allgemeinen Standpunkt aus erweckt, ist es begreiflich, dass diese Frage wiederholt Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen war. Auf die Entstehung der Scoleces im Einzelnen und ihre Morphologie kann jedoch hier nicht eingegangen werden, sondern es sei ausser auf die genannten und noch zu erwähnenden Autoren auf die Untersuchungen von Goldschmidt (1900), Bartels (1902), Schaaf (1906), Mrázek (1907), Young (1908) und Gläser (1909) verwiesen.

Von einer Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege kann man im Entwicklungsgang des Bandwurms nur dann sprechen, wenn an einem mehr oder weniger ausgebildeten Individuum auf anderem Wege als

durch Keimzellen ein neues Individuum entsteht, welches in der Lage ist, sich zu einem vollständigen Bandwurm zu entwickeln. Das ist bei den zu mehreren am Cysticercus entstehenden Scoleces der Fall. Der Vorgang kennzeichnet sich als Knospung, da das neue Individuum nur aus einem sehr kleinen Theil der Blasenwand (in Folge einer dort auftretenden knospenartigen Verdickung) seinen Ursprung nimmt. Zwar ist auch von einem Theilungsvorgang die Rede, doch handelt es sich dabei insofern um andere Verhältnisse, als eine Durchtheilung des ganzen Blasenwurms eintreten soll, wovon in anderer Verbindung noch zu sprechen sein wird (p. 599).

Gelegentlich treten in Cysticercen, die normaler Weise nur einen Scolex hervorbringen, deren zwei auf, wie dies bei Cysticercus tenuicollis und anderen Blasenwürmern (C. fasciolaris, C. cellulosae) als seltenes Vorkommniss beobachtet wurde. Auch die normale Erzeugung von mehreren oder zahlreichen Scoleces findet sich nur bei verhältnissmässig wenigen Cestoden. Die bekanntesten und gleichzeitig auch die extremsten Beispiele hierfür sind (Coenurus cerebralis und Echinococcus, zu denen noch einige andere Cönuren (C. serialis, C. polytuberculosus etc.) und proliferirende Cysticercen (C. longicollis, C. botryoides, C. taeniae Brauni, Staphylocystis aus Glomeris, der sog. Polycercus aus dem Regenwurm u. A.) hinzukommen. Das Auftreten der Scoleces ist bei den einzelnen Formen, wie auch innerhalb ein und derselben Species ziemlich verschiedenartig. Dabei ist vor allen Dingen zu unterscheiden, ob die Scoleces an der Blasenwand direct auftreten oder ob an ihr durch Ausbuchtung nach innen oder aussen „Tochterblasen" und sogar „Enkelblasen" gebildet werden.

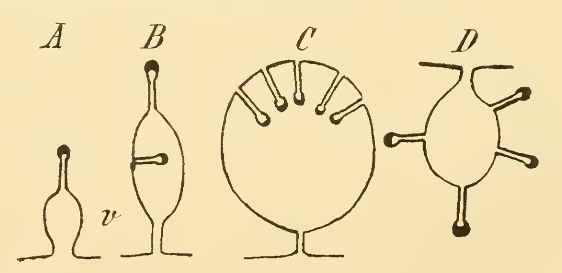


Fig. 426. Umwandlung des Scolex von Coenurus cerebralis in eine Tochterblase, bezw. Entstehung neuer Scoleces am Verbindungsstück (*v*), in schematischer Darstellung nach Kunsemüller (1903).

A Scolex mit Uebergangszone (*v*), an der sich in *B* ein neuer Scolex bildet, *C* Tochterblase mit 5 Scoleces, *D* eingestülpte Tochterblase mit 4 Scoleces.

Ungefähr auf die gleiche Weise wie bei den Cysticercen mit einem Scolex kann dessen Bildung von der Blasenwand aus erfolgen bei Cyst. longicollis, Coenurus und auch bei Echinococcus. Da die Cysticercen aber sehr umfangreich werden, bei Coenurus etwa Hühnereigrösse erlangen und bei Echinococcus zu noch viel grösserem Umfang heranwachsen, so scheint mit der dadurch bedingten Verdickung und Structuränderung der Wand die Scolexbildung an dieser erschwert zu sein. In Folge dessen treten bei Coenurus cerebralis und serialis neue Scoleces an der offenbar noch bildungsfähigeren Uebergangszone zwischen Scolex und Blasenwand auf (Fig. 426 *B*). Man hat darauf hingewiesen, dass dies ungefähr diejenige Gegend ist, an

welcher später am Scolex die Bildung der Proglottiden erfolgt und dass diese Wachsthumszone zur Erzeugung neuer Theile besonders geeignet sein mag (KUNSEMÜLLER, 1903). So bilden sich an dem Stiel eines Scolex, sowie an demjenigen der auf diese Weise neu entstandenen Scoleces wieder neue Köpfchen, wodurch ganze Gruppen von Scoleces an der Blasenwand zu Stande kommen. Die Zahl der bei Coenurus in einer Blase erzeugten Köpfchen kann an 1000 betragen und geht bei Echinococcus noch weit darüber hinaus.

Mit der Scolexbildung kann bei Coenurus eine eigenartige Erscheinung Hand in Hand gehen, indem das Verbindungsstück eines bereits ausgebildeten Scolex unter Rückbildung dieses mit Rostellum, Haken und Saugnäpfen versehenen Köpfchens eine Brutblase entstehen lässt, an deren Wand dann neue Scoleces hervorknospen (BLOCHMANN, KUNSEMÜLLER, Fig. 426 *B* u. *C*). Der Vorgang vollzieht sich wie an den bereits nach aussen vorgestülpten Scoleces, so auch an denen, bei welchen die Umstülpung noch nicht erfolgt ist (Fig. 426 *B—D*), denn die Cönuren besitzen die Fähigkeit, solche Brutblasen auch an ihrer Innenwand zu erzeugen. Da die Scoleces der Tochterblasen oder ihre Anlagen zu ähnlichen Bildungen befähigt sind, so kommt es zur Entstehung von tertiären (Enkel-)Blasen.

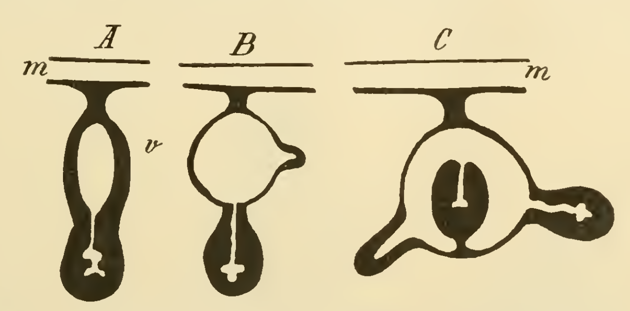


Fig. 427. Brutkapselbildung von Echinococcus in schematischer Darstellung nach LEUCKART. (Aus KUNSEMÜLLER, 1903.)
A Scolexanlage an der Wand der Mutterblase (*m*) mit erweitertem Theil (*v*), *B* letzterer grösser geworden mit einer Scolexanlage, *C* Brutkapsel mit Scolexanlagen.

Die Umwandlung bereits ausgebildeter Scoleces in Brutkapseln, wobei eine Rückdifferenzirung so stark specialisirter Partien, wie der einzelnen Theile des Köpfchens stattfinden muss, war von Echinococcus schon länger bekannt (NAUNYN, LEUCKART, RIEMANN, DÉVÉ). Die Vorgänge dürften sich in ähnlicher Weise wie bei Coenurus vollziehen, und es mag sein, dass die Entstehung der Brutkapseln von Echinococcus ähnlich aufzufassen ist wie bei jener Form, d. h. in der Hauptsache vom Verbindungsstück her erfolgt (Fig. 427 *A—C*). Sehr bemerkenswerth ist dabei, dass Scoleces aus Echinococcus-Blasen von Mensch und Rind sich direct auf andere Wirtsthiere (Kaninchen) übertragen lassen und hier zu einem neuen Echinococcus werden, der Scoleces- und Tochterblasen erzeugt (DÉVÉ).

Inwiefern die Tochter- und Enkelblasen beim Echinococcus auf die angedeutete Weise zu Stande kommen, oder aber direct von der Wand her entstehen, wie dies ebenfalls beschrieben wurde, kann hier nicht im Einzelnen untersucht werden. Ebensowenig konnte es

unsere Aufgabe sein, eine Erklärung der verschiedenen Echinococcus-Formen zu versuchen, zumal des E. multilocularis, der zwar immer wieder untersucht worden ist, bei dem aber die Entstehungsweise der ungemein zahlreichen Blasen weder auf dem Wege der Knospung, noch auf eine andere Art mit Sicherheit erwiesen werden konnte (man vgl. hierzu M. Braun, Cestoden, in Bronn's Classen u. Ordn., sowie „Thier-Parasiten des Menschen", 1908).

Mit den Scolexbildungen bei Coenurus und Echinococcus scheinen diejenigen im Ganzen übereinzustimmen, welche man bei der von Linstow beschriebenen Finne (aus der ägyptischen Springmaus), Cysticercus taeniae Brauni, findet. Dieser Cysticercus stellt eine gelappte Blase vor, an der aussen mehrere Hundert in Gruppen vertheilte Scoleces ansitzen. Bei dem von Metschnikoff in der Leibeshöhle des Regenwurmes gefundenen „Polycercus", der nach Leuckart zu Taenia nilotica gehören dürfte (Parasiten des Menschen, II, p. 464), bilden sich an verschiedenen Stellen der ziemlich dicken Blasenwand nach innen zapfenförmige Hervorragungen, die sich von der Wand abschnüren und als isolirte Blasen, ähnlich den Brutkapseln des Echinococcus, im Hohlraum der Mutterblase liegend, Scoleces zur Ausbildung bringen.

Dass übrigens eine Bildung neuer Brutblasen ohne die Vermittlung von Scoleces vor sich gehen kann, zeigen andere proliferirende Cysticercen und besonders derjenige von Taenia crassiceps (C. longicollis). Dieser Blasenwurm, der bei verschiedenen Säugethieren (Maulwurf, Ziesel, Mäusen) unter der Haut gefunden wurde und in bekannter Weise einen Scolex zur Ausbildung bringt (Fig. 428), producirt am entgegengesetzten Ende eine grössere Zahl solider, knospenartiger Wandverdickungen. Diese buchten sich später immer mehr nach aussen vor und erhalten schliesslich eine Höhlung, die jedoch niemals mit dem Hohlraum der Hauptblase in Verbindung tritt. Dagegen schnüren sich die Knospen schon bald an ihrer Basis ein und heben sich dadurch als gesonderte Bläschen von der Hauptblase ab, mit der sie anfänglich noch durch einen breiten Stiel, schliesslich aber nur noch durch einen dünnen Faden verbunden sind (Fig. 428 *A*). Am Ende können sie sich völlig von der Hauptblase loslösen und

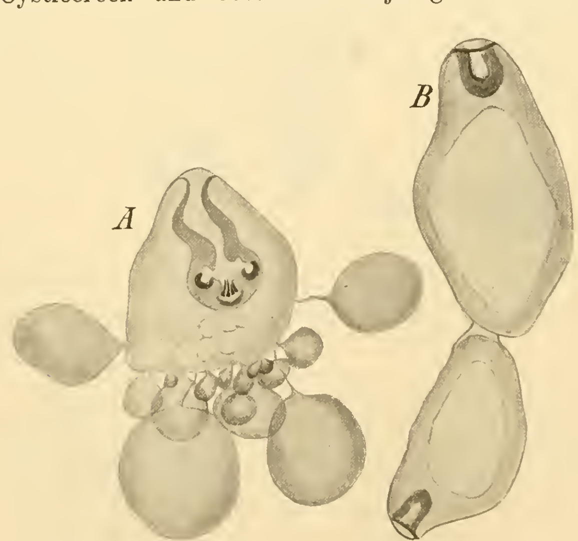


Fig. 428. Cysticercus longicollis von Taenia crassiceps. *A* mit zahlreichen, in Bildung und Abschnürung begriffenen Brutblasen, *B* Blasenwurm mit nur einer sehr umfangreichen Anhangsblase. In beiden eine Scolexanlage, wie auch in der Hauptblase von *A*. (Nach A. Bott, 1897.)

liegen nunmehr als selbständige, ziemlich umfangreich gewordene Gebilde neben dieser. Wie die Mutterblase, sind auch die Tochterblasen zur Erzeugung von Scoleces befähigt, wenn sie den nöthigen Ausbildungszustand erlangt haben (Braun, 1896 u. 1897, Bott, 1897). Hier ist es also nicht wie bei Coenurus das Verbindungsstück zwischen Scolex und Finne, welches die neuen Blasen hervorbringt, sondern diese entstehen in der Hauptsache am Hinterende oder an den ihm benachbarten Gegenden der Mutterblase; auch wird die Bildung der Blasen nicht durch diejenige der Scoleces eingeleitet, vielmehr tritt letztere erst später ein. Uebrigens sind die auf dem Wege der Knospung entstandenen Blasen ihrerseits wieder befähigt, auf dieselbe Weise neue Brutblasen zu erzeugen.

Nach den sowohl von Braun wie von Bott am Cysticercus longicollis gemachten Beobachtungen ist bei ihm gelegentlich auch noch eine etwas anders verlaufende Fortpflanzungsweise wahrzunehmen. Es finden sich einzelne Finnen von ungefähr fischblasenförmiger Gestalt, indem zwei Blasen von fast gleicher Grösse durch eine ringförmige Einschnürung von einander geschieden sind (Fig. 428 *B*). In diesem Falle stehen die Hohlräume beider Blasen Anfangs mit einander in Verbindung, und erst später, mit der fortschreitenden Einschnürung, tritt eine Unterbrechung des Hohlraumes auf. Beide Abtheilungen der Blase bringen einen Scolex hervor (Fig. 428 *B*), und man hat vermuthet, dass es sich hierbei mehr um einen Theilungsact handele, wie er auch bei anderen Cysticercen (C. pisiformis, nach Moniez) vorkommen soll.

Die Lage der Scoleces bei den vermuthlich durch Theilung entstandenen Cysticercen an den entgegengesetzten Enden (Fig. 428 *B*) lässt sich nicht recht mit dieser Auffassung vereinigen, sondern entspricht eher dem Zustandekommen dieses Zustandes auf dem Wege der Knospung, wobei die mit der Hauptblase verbundene Tochterblase ein verhältnissmässig starkes Wachsthum zeigte und sich erst spät von jener abschnürte.

Eine Vermehrung durch Proliferiren der Blase, die neue Blasen treibt, wie beim C. longicollis, findet sich auch bei C. botryoides (Bötticher) und bei dem von Villot an den Malpighi'schen Gefässen von Glomeris aufgefundenen und als Staphylocystis bezeichneten Blasenwurm. Auch bei diesem ist es das Hinterende, welches die Tochterblasen erzeugt, die ihrerseits wieder am freien Ende die Scolexanlage zeigen.

In allen den aufgeführten Fällen bringt der Cysticercus, durch Knospung eine grössere oder geringere Anzahl von Scoleces hervor, die in der Lage sind, sich zu geschlechtsreifen Würmern auszubilden, wenn sie in die richtigen Verhältnisse kommen. Somit hat man es bei diesen Bandwürmern mit einer Aufeinanderfolge ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generationen, d. h. also mit einem echten Generationswechsel (Metagenesis) zu thun.

Beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse wird man diese Auffassung von der Fortpflanzung der Cestoden vertreten müssen; es ist aber möglich, dass sie eine beträchtliche Modification erfahren könnte, doch soll darauf erst nach Besprechung der betreffenden Verhältnisse bei den Anneliden eingegangen werden, da sich bei ihnen gewisse Analogien darbieten (p. 627).

2. Anneliden.

Während die Organisation der Gephyreen und Hirudineen diesen Würmern die Möglichkeit, sich auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen, nicht zu gestatten scheint, ist dies dagegen bei einer ganzen Reihe von echten Anneliden, Polychäten sowohl wie Oligochäten, der Fall, und zwar ist die Art und Weise, wie sich die ungeschlechtliche Vermehrung vollzieht, bei den einzelnen Formen eine recht verschiedenartige. Scheinbar am einfachsten tritt sie uns bei denjenigen Anneliden entgegen, welche die Fähigkeit haben, in Stücke zu zerfallen, die sich dann zu vollständigen Thieren zu ergänzen vermögen. Etwas complicirter liegen die Verhältnisse dann, wenn die Theilungsstellen durch Einschnürungen, Verdickungen u. s. f. am Körper angedeutet sind, oder wenn die Organe der neu entstehenden Individuen vor dem Vollzug der Theilung nicht nur angelegt, sondern unter Umständen schon recht weit ausgebildet sind. Hierzu kommt dann die weitere Complication, dass die neu entstandenen Individuen von den Ausgangsformen verschieden sein können und dass diese sich nur auf ungeschlechtlichem Wege, jene aber geschlechtlich fortpflanzen. Gewöhnlich handelt es sich um zwei oder mehr hinter einander liegende, d. h. in der Richtung der Längsaxe auf einander folgende Individuen, aber bei einigen Anneliden können am Hinterende ganze Gruppen bündelförmig neben einander liegender Individuen erzeugt werden, oder es kommt gar zu einer stockartigen Verzweigung des Körpers. Am besten werden die Erscheinungen in der Reihenfolge besprochen, welche der hier gegebenen kurzen Characteristik entspricht, ohne dass darin (ebensowenig wie vorher bei den Plathelminthen oder bei den Cnidariern) der Ausdruck des allmählichen Zustandekommens dieser Vorgänge gesehen werden könnte. Jedenfalls handelt es sich dabei um systematisch zu verschiedenartige Formen, als dass die betreffenden Erscheinungen selbst innerhalb der Abtheilung der Anneliden direct auf einander bezogen und von einander abgeleitet werden könnten.

A. Theilung mit nachfolgender Regeneration (Architomie).

Die Gliederung des Körpers in einzelne eine gewisse Selbständigkeit zeigende Abschnitte erleichtert bei den Anneliden anscheinend das gewöhnlich auf äussere Reize hin erfolgende spontane Abwerfen bestimmter Körpertheile und ermöglicht die Wiederherstellung der verlorenen Partien. Autotomie wird sowohl bei den Polychäten, wie bei den Oligochäten beobachtet und kann bei weitgehendem Regenerationsvermögen zu einer vollständigen Ergänzung der Theilstücke führen, also die Erzeugung mehrerer neuen Individuen zur Folge haben. Zumeist ist es freilich nur der Haupttheil des Körpers, welcher sich durch Neubildung der abgeworfenen Partien wieder vervollständigt, während die zur Ergänzung zweier oder mehrerer Theilstücke führende Autotomie eine nur wenigen Anneliden eigenthümliche Erscheinung sein dürfte. Zu ihnen gehört vor allen Dingen Lumbriculus, bei dem sie auch am eingehendsten studirt wurde (Bonnet, Bülow, F. v. Wagner, Morgulis, C. Müller u. A.).

Lumbriculus besitzt ein ganz ungemein weitgehendes Regenerationsvermögen und (künstlich gewonnene) Theilstücke aus der mittleren Körpergegend, die nur aus ganz wenigen Segmenten bestehen, sind

nichtsdestoweniger befähigt, Kopf und Schwanz neu zu bilden, wie auch Theilstücke, die einen sehr beträchtlichen Theil des vorderen oder hinteren Körperendes verloren haben, zu einem vollständigen Wurm auszuwachsen vermögen (MORGULIS, 1907, C. MÜLLER, 1908). Wenn auch nach den von WAGNER gemachten und von MRÁZEK, sowie von den eben genannten Autoren bestätigten Beobachtungen die Reactionsfähigkeit des Lumbriculus keine so grosse ist, wie die früheren Beobachter annahmen, und der Zerfall in Theilstücke daraufhin offenbar nicht so leicht eintritt, so bleibt doch die Thatsache der gelegentlichen Zerlegung des Wurmes in Theilstücke, die sich zu vollständigen Würmern regeneriren, bestehen. Abgesehen davon, dass der Zerfall in Theilstücke und deren Auswachsen zu vollständigen Individuen direct beobachtet werden konnte, ergiebt sich das Vorhandensein einer solchen Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei Lumbriculus aus seinem massenhaften Vorkommen an gewissen Oertlichkeiten, an denen sich geschlechtsreife Würmer niemals oder doch nur ganz selten und dann nur in wenigen Exemplaren auffinden liessen. Geschlechtsreife Lumbrikeln sind überhaupt nur verhältnissmässig selten beobachtet worden, während der Wurm im Uebrigen sehr verbreitet ist. Man hat daher mit Recht angenommen, dass Lumbriculus durch eine Reihe von Generationen sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzt, um dann erst wieder zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen (v. WAGNER, 1900, MRÁZEK, 1906).

Um geschlechtslose Generationen, die in ähnlicher Weise mit einer Geschlechtsgeneration abwechseln dürften, handelt es sich auch bei dem eigenthümlichen, sowohl zu den Oligochäten, wie zu den Polychäten oder Archiannelliden in Beziehung gebrachten Ctenodrilus. Bei ihm und ganz besonders bei dem von M. ZEPPELIN beschriebenen C. monostylos geht das Theilungs- und Regenerationsvermögen noch viel weiter als bei Lumbriculus. Der Wurm kann ohne irgendwie erhebliche Vorbereitung in Folge einer immer tiefer werdenden Einschnürung in ein vorderes und hinteres Theilstück zerfallen (Fig. 429 *B*), und ähnlich wie bei Lumbriculus kann dann das Vorderstück ein neues Schwanzende, das Hinterstück ein neues Kopfende erhalten. Ausserdem aber können sich von dem in Theilung befindlichen Wurm Stücke ablösen, die aus mehreren (5 bis 6 oder weniger) Segmenten bestehen und dann also sowohl das Vorderende wie das Hinterende neu bilden müssen, um einen ganzen Wurm zu liefern. Hierzu sind auch Theilstücke in der Lage, die aus zwei, ja sogar nur aus einem Körperring bestehen (Fig. 429 *B—G*). Die Theilung vorbereitende Vorgänge sind hierbei kaum oder nur in sehr geringem Masse vorhanden, und erst nach ihrem Vollzug findet eine beträchtliche Neubildung von Zellmaterial, dessen Differenzirung zur Ausbildung der Organe und neu anzulegenden Segmente, sowie offenbar eine Umarbeitung der alten Theile statt (Fig. 429 *C—G*). Hierzu ist eine gewisse Zeit erforderlich, während deren die Theilstücke nur verhältnissmässig geringe Lebensäusserungen zeigen. Wenn es sich auch um keine wirkliche Ruheperiode handelt, denn die Theilstücke führen Kriechbewegungen aus, so sind sie doch bis zur Ausbildung der neuen Segmente am Vorder- und Hinterende zur Nahrungsaufnahme unfähig. Hier liegt der Unterschied zwischen der zwar als ursprünglicher erscheinenden Architomie und der jedenfalls weit rascher zum Ziel, d. h. zur Erzeugung lebensfähiger Individuen führenden Paratomie recht klar zu Tage. Die

letztere, welche einen höheren Grad dieser Einrichtung darstellt und gewiss erst später erworben wurde, spielt denn auch bei den Anneliden eine wichtigere Rolle.

Ctenodrilus wurde zumeist nur im Zustande der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beobachtet; es ist anzunehmen, dass auch bei ihm eine Reihe von ungeschlechtlichen Generationen auf einander folgt und sodann die Geschlechtsgeneration auftritt, was freilich unter Umständen erst nach recht langer Zeit zu geschehen scheint, so viel man wenigstens aus den Beobachtungen an C. monostylos entnehmen kann. Für C. serratus (C. pardalis Clap.) konnte

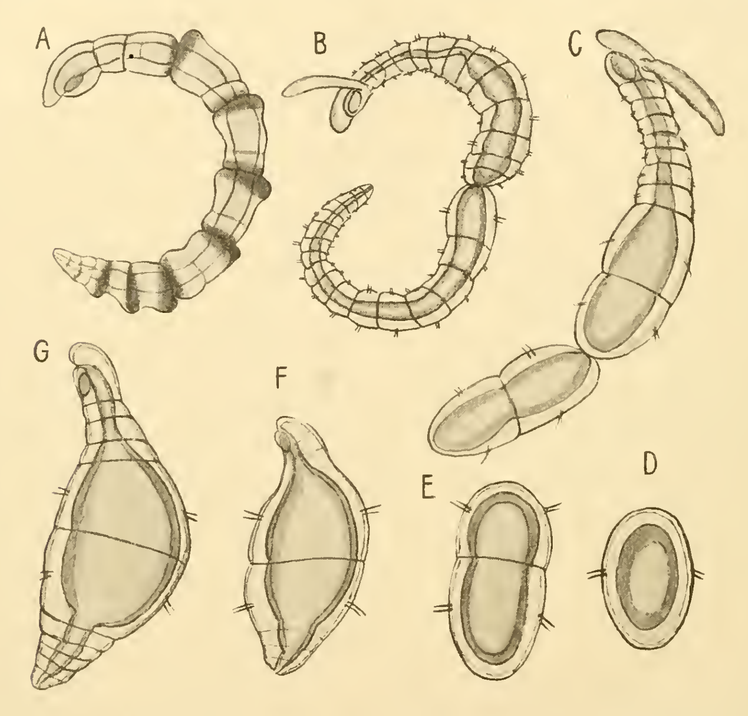


Fig. 429. *A* Ctenodrilus serratus (C. pardalis) in Theilung, die dunklen Querbänder bezeichnen die „Knospungszonen". (Nach J. v. Kennel, 1882.) *B*—*G* Ctenodrilus monostylos. *B* Wurm in Theilung, *C* zwei mittlere Segmente abschnürend, *D* abgeschnürter einzelner Körperring, *E* abgeschnürtes, aus zwei Ringen bestehendes Stück, *F* und *G* Regeneration eines solchen durch Bildung neuer Segmente am Vorder- und Hinterende, Neubildung des Kopf- und Schwanzendes. (Nach Graf M. v. Zeppelin, 1883.)

von Monticelli (1906) festgestellt werden, dass die Geschlechtsgeneration durch einzelne morphologischen Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet ist. Sie ist (protandrisch) hermaphroditisch und erzeugt in ihrer Leibeshöhle die Jungen, welche nach aussen gelangen, um hier zu den agamen Individuen zu werden, die sich durch Theilung fortpflanzen.

Es ist von besonderem Interesse und erinnert an die vorher (p. 584) von den Turbellarien beschriebenen Verhältnisse, dass sich bei anderen Arten der Gattung Ctenodrilus (C. serratus bezw. C. pardalis, sowie bei C. parvulus) der Theilungsact unter einer

etwas abweichenden Form vollzieht, indem er an dem in Theilung befindlichen Individuum vorbereitet wird (v. Kennel, Scharff). Dies führt dann bereits zu den bei anderen Anneliden obwaltenden Verhältnissen hinüber.

B. Theilung mit vorhergehender Regeneration (Paratomie).

Aehnlich wie bei C. monostylos ist auch bei C. serratus und C. parvulus das Theilungsvermögen insofern ein sehr weitgehendes, als es sich bis auf die einzelnen Körperringe erstreckt und diese nach ihrer Ablösung vom übrigen Körper in der Lage sind, einen neuen Wurm zu liefern; aber ein so einfaches Zerschnüren des Wurms, wie wir es von C. monostylos kennen lernten, findet hier nicht statt. Vielmehr treten am Vorderende der Körperringe, und zwar vom 4. Segment an sich regelmässig wiederholend, Zellwucherungen auf (Fig. 429 *A*), welche zu Verdickungen und Umgestaltungen führen, entsprechend der bald daraus hervorgehenden Neubildung des Vorderendes. Diese, wie auch diejenige des Hinterendes, geben sich an den noch mit einander verbundenen Zoiden durch das Abheben des Kopflappens sowie durch die beginnende und weiter gehende Entwicklung der Organe (Gehirn, Leibeshöhle, Vorderdarm, Enddarm u. s. w.) zu erkennen, die dann freilich erst nach der Loslösung zu Ende geführt wird. Die vordersten Zoide sind am weitesten entwickelt und der Ausbildungszustand nimmt nach hinten hin ab (Fig. 429 *A*); dementsprechend erfolgt auch der Zerfall des Stammindividuums in die einzelnen Theilstücke (v. Kennel, Scharff, Monticelli).

Hier geht aus dem einen Individuum in rascher Aufeinanderfolge eine grössere Zahl von Thieren hervor, doch kann bei anderen Anneliden in ähnlicher Weise, wie es bei den Turbellarien geschieht, eine Zertheilung in nur zwei Individuen stattfinden. Dies ist z. B. bei der von Huxley und Claparède beobachteten Protula (Salmacina) Dysteri, einer Serpulide, der Fall, bei welcher am 16. und 17. Körperring eine Regenerationszone und am 17. Segment der neue Kopflappen entsteht. Nach ihrer Trennung werden beide Individuen geschlechtsreif. Eine Theilung in zwei ungefähr gleich lange Individuen erfolgt unter gewissen Umständen auch bei den Naïden (Naïs proboscida, nach Semper), gewöhnlich aber sind bei diesen Oligochäten, wie auch bei den Polychäten die Theilungsvorgänge complicirterer Natur und es kommt zur Bildung längerer und oft recht individuenreicher Ketten, so dass auch in dieser Beziehung wieder die Analogien mit den Turbellarien vorliegen.

Die bei den limicolen Oligochäten (Chaetogaster, Naïs, Dero, Aeolosoma) von älteren und neueren Autoren eingehend studirten Theilungsvorgänge zeigen bei den einzelnen Formen gewisse Verschiedenheiten besonders in der Aufeinanderfolge der Theilungen (Leuckart, Perrier, Semper, Vejdovsky, v. Bock, Galloway, Wetzel, Stolc u. A.). Der Ausgangspunkt pflegt eine Zweitheilung zu sein, ganz abgesehen davon, ob die Regenerationszone ungefähr in der Körpermitte oder, wie es wohl gewöhnlich der Fall ist, in einer weiter nach hinten gelegenen Körperregion auftritt; im letzteren Fall erreicht das hintere Individuum erst in Folge einer Neubildung von Segmenten den Umfang des vorderen.

An den zunächst noch mit einander verbunden bleibenden Individuen können sich auch die weiteren Theilungen in verschiedener Weise vollziehen:

1) können sich in ähnlicher Weise, wie es vorher (p. 587) für die Rhabdocölen beschrieben wurde, die Zoide von neuem theilen (Fig. 430 *A* u. *B*), worauf sich derselbe Vorgang abermals wiederholt (Chaetogaster, Dero, Aeolosoma). Diese Art der Theilung führt zur

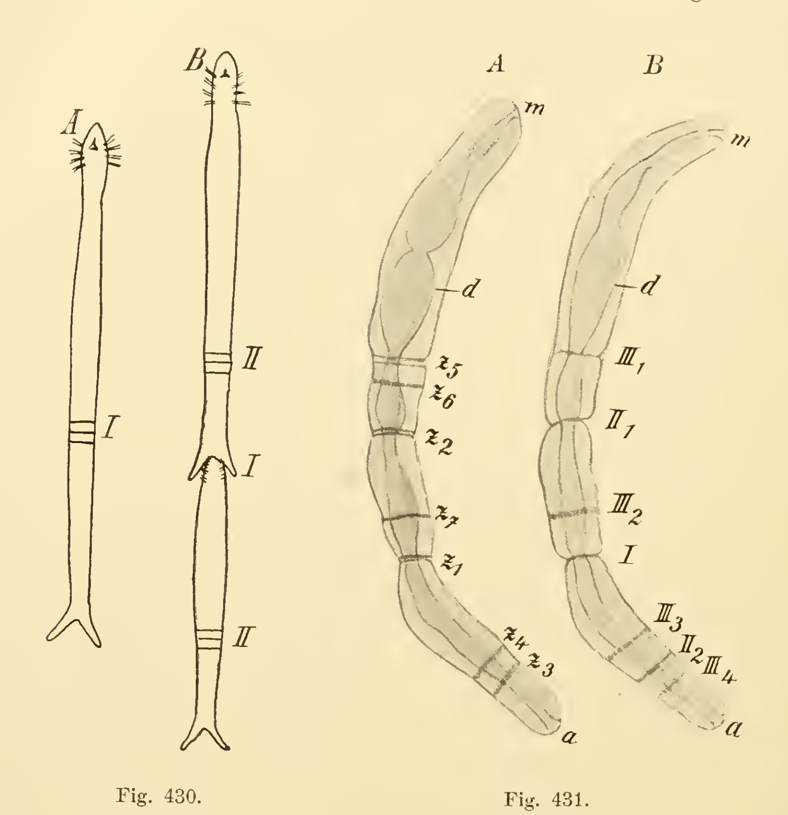


Fig. 430. Fig. 431.

Fig. 430. Theilung von Dero vaga in schematischer Darstellung. (Nach GALLOWAY, 1899.)

I u. *II* erste und zweite Theilungs-(Regenerations-)Zone.

Fig. 431. Chaetogaster diaphanus, Theilung in 8 Individuen.

A z_1—z_7 stellt die durch Beobachtung gewonnene zeitliche Aufeinanderfolge der Regenerationszonen dar.

B *I*—*III* Schema der Regenerationszonen, welches im Vergleich zu *A* deren verspätetes (III_3, fehlt in *A*) oder vorzeitiges Auftreten (z_6 u. z_7 in *B*) erkennen lässt. *a* After, *d* Darm, *m* Mundöffnung.

Bildung von Ketten, deren Individuenzahl verschieden gross ist und bei Chaetogaster bis zu 16 steigt (Fig. 431 *A*). Dadurch, dass die Regenerationszone weit nach hinten rückt und im hinteren Körperdrittel liegen kann (Fig. 431), verwischt sich die Klarheit des Bildes. Auch scheint das Auftreten der Regenerationszonen, sowie das Fortschreiten ihrer Ausbildung an den einzelnen Individuen einer solchen

Kette kein so ganz regelmässiges zu sein, sondern gewisse zeitliche Verschiebungen zu erleiden. Ein durch häufige Beobachtung gewonnenes Bild (Fig. 431 *A*) lässt dies in der Gegenüberstellung mit dem Schema (Fig. 431 *B*, und Fig. 432 *A*) leicht erkennen.

2) Die Theilung wiederholt sich stets an dem vordersten Zoid, so dass dieses als Stammthier einer Reihe von Individuen erscheint, die an Grösse nach hinten hin zunehmen (Fig. 432 *B*). Diese „seriale Theilung" (HATSCHEK) führt bei Naïs proboscidea zur Bildung von Ketten, die etwa bis 8 Individuen enthalten können, während die auf entsprechende Weise entstandenen Ketten mancher Syllideen ungleich länger und individuenreicher werden (Fig. 440, p. 615).

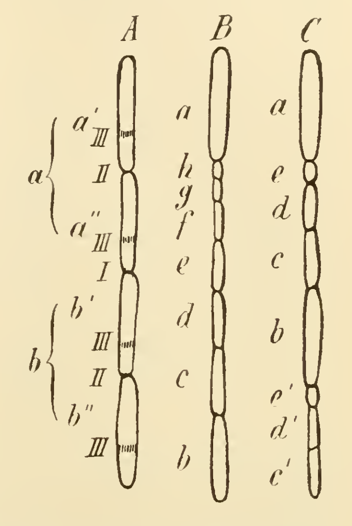


Fig. 432. Theilungsschema bei Anneliden. *A* an jedem Zoid sich wiederholende Theilung (Chaetogaster), *B* seriale Theilung (Naïs proboscidea, Autolytus, Myrianida), *C* biseriale Theilung (Naïs barbata). (Nach SEMPER, 1876—77.) *I—III* aufeinander folgende Theilungsebenen, *a—g*, *a'—e'* die Reihenfolge der Individuen.

Man hat diese Art der Theilung mit Recht der Strobilation verglichen, wie sie in ausgeprägtem Masse den Scyphomedusen zukommt (p. 499 ff.) und (unter Zugrundelegung gewisser Anschauungen vgl. p. 592 ff.) in der Bandwurmkette gefunden wurde. Die Uebereinstimmung lässt sich nicht verkennen, aber den Vorgang als Knospung zu bezeichnen, wie es häufig geschieht, liegt kein Grund vor und dies um so weniger, als man auch die Strobilation der Scyphomedusen besser als Theilung ansieht. Zwar werden die Individuen in Folge der rasch aufeinander folgenden Theilungen sehr klein und erscheinen fast, ähnlich wie bei der Knospung, als Neubildungen, die aus einem noch nicht differenzirten Material hervorgingen (Fig. 431), jedoch werden in Wirklichkeit immerhin verhältnissmässig umfangreiche Partien des Stammthiers, zumeist ganze Segmente, zum Aufbau des neu sich bildenden Individuums verwendet. Uebrigens wird ohne weiteres zugegeben werden können, dass bei einer noch rascheren Hervorbringung zahlreicher neuer Zoide diese schliesslich aus nicht differenzirtem Material am Hinterende des Stammthiers entstehen. Dies geschieht in sehr ausgesprochenem Masse bei der sog. „Stolonisation" oder „Schizogamie" der Syllideen. Wie bei diesen, handelt es sich auch hier um eine Modification des Theilungsvorgangs, und schliesslich könnte man von einem Uebergang der Theilung zur Knospung sprechen, was in noch höherem Masse für die nicht hinter, sondern neben einander entstehenden Zoide einiger Syllideen gilt (p. 617 ff.). Es liegen also hier ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bereits in anderen Abtheilungen des Thierreichs antrafen, in denen sich Theilungs- und Knospungsvorgänge ebenfalls auf das engste berührten (p. 506, 508, 512 u. 589).

3) Die seriale Theilung kann sich wie an dem vorderen, so auch an dem hinteren Individuum des ersten Theilungsakts vollziehen

(Fig. 432 *C*), auf welche Weise die Ketten von Naïs barbata zu Stande kommen (SEMPER).

Die Regenerationszonen sind der Ausdruck der Gewebswucherungen, die sich bei Vorbereitung, Anlage und Weiterbildung der neu auftretenden Organe an den in Theilung befindlichen Individuen nöthig machen. SEMPER unterschied an jeder Regenerationszone eine Rumpf- und Kopfzone, aus welcher letzteren die vorderen Partien des hinteren Zoids entstehen, während aus der ersteren die Schwanzpartie des vorderen Zoids gebildet wird (Fig. 433 *A*—*C*, Fig. 438 *B*, Fig. 429 u. 430 *A*). An der Grenze zwischen beiden erfolgt später die Durchtrennung. Ihre Entstehung und Zusammensetzung ist bei den einzelnen Formen verschieden und richtet sich nach den zu liefernden Körperpartien (Fig. 429—433). Einen erheblichen Antheil dürfte, ähnlich wie bei den regenerativen Vorgängen zur Wiederherstellung verloren gegangener Körperpartien, das Körperepithel (Ectoderm) haben. Von ihm geht die Lieferung des Gehirns und Bauchmarks aus, soweit dieses nicht durch Zellvermehrung der vorhandenen Theile gebildet werden kann, doch werden nach den auf experimentellem Wege gewonnenen Erfahrungen gewiss auch noch andere, sonst als „mesodermal“ angesprochene Bestandtheile der inneren Organisation durch Wucherung des Ectoderms hervorgebracht. Bemerkenswerth ist die Entstehungsweise der neu zu bildenden Darmpartien. Dabei handelt es sich vor allen Dingen um die Neubildung des Vorder- und Enddarms, welche in der Ontogenie in Form von Ectodermeinstülpungen entstehen, hier aber im Wesentlichen vom Mitteldarm aus gebildet werden, indem dieser Aussackungen treibt, die sich entweder direct mit dem (ectodermalen) Körperepithel oder mit ganz unerheblichen, von diesem ausgehenden Einsenkungen verbinden. Vorder- und Enddarm sind somit im Gegensatz zu ihrer Embryonalentwicklung entodermalen Ursprungs (v. BOCK, GALLOWAY, WETZEL, DELLA FIOR). Ein ähnliches Verhalten wurde schon früher (p. 587) für die Turbellarien festgestellt, und mit Recht hat man diesem Unterschied im Verlauf der Entwicklungsvorgänge bei der Regeneration und ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf der einen Seite und denjenigen bei der Ontogenie auf der anderen Seite eine grössere Bedeutung beigelegt (F. VON WAGNER, 1905).

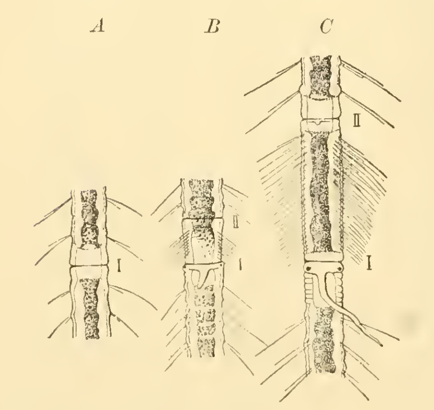


Fig. 433. Theilungen von Naïs (Stylaria) proboscidea in verschiedenen Ausbildungsstufen der Regenerationszone; *A* zeigt deren Scheidung in eine vordere und hintere (Rumpf- und Kopfzone, die durch die Theilungsebene (*I* u. *II*) getrennt sind; in *B* u. *C* ältere Stadien, welche ebenfalls die Rumpf- und Kopfzone, sowie die Anlage und die fortschreitende Ausbildung des „Rüssels“ zeigen. (Nach LEUCKART, 1851.)

C. Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Geschlechtsthiere.

Entstehung morphologisch und generativ gleichartiger Individuen durch Theilung (Schizogonie).

Bei den auf ungeschlechtlichem Wege sich vermehrenden Anneliden vollzieht sich diese Fortpflanzung (ähnlich wie bei den Turbellarien) auf früher Ausbildungsstufe, welche von derjenigen geschlechtsreifer Thiere oft noch recht weit entfernt ist. Nach vollzogener Theilung können die vervollständigten Individuen die Geschlechtsreife erlangen, wie dies z. B. bei dem früher (p. 603) erwähnten tubicolen Anneliden (Protula) der Fall ist und auch bei anderen sedentären Chätopoden (Sabella, Salmacina und Filograna) vorkommt (Claparède, Malaquin). Ein derartiges Verhalten der Anneliden hat man als Schizogonie bezeichnet (Malaquin). Wenn die Zahl der durch Theilung aus einander hervorgehenden Individuen grösser wird und die Theilungen rascher auf einander folgen, so bleibt der Ausbildungszustand der auf diese Weise entstandenen Thiere noch weiter zurück; sie müssen dann noch wachsen, neue Segmente hervorbringen und die vorhandenen in ihrer äusseren und inneren Ausstattung vervollständigen, bis sie die Organisation geschlechtsreifer Thiere erlangen. Im Ganzen aber stimmen diese mit den durch Theilung sich fortpflanzenden Individuen hinsichtlich ihrer morphologischen Charaktere überein und es scheint, dass bei solchen Formen, wie z. B. bei den limicolen Oligochäten, die Möglichkeit des Uebergangs in den geschlechtsreifen Zustand bei allen diesen Individuen gegeben ist (Schizogonie). Dies hindert nicht, dass unter gewissen Lebensverhältnissen, vielleicht von der Jahreszeit oder sonstigen Umständen abhängend, die ungeschlechtliche Fortpflanzung ganz bedeutend überwiegt und nur verhältnissmässig selten geschlechtsreife Würmer angetroffen werden. Wie dies schon vorher von Lumbriculus erwähnt wurde, sind ähnliche Wahrnehmungen auch bei Chaetogaster und anderen Limicolen zu machen. Hier handelt es sich also um eine recht beträchtliche Anzahl nur durch Theilung entstandener Generationen, auf die dann schliesslich eine Geschlechtsgeneration folgt. Die Individuen sind also bereits generativ verschiedenartig und es kann nicht fehlen, dass auch morphologische Differenzen hinzukommen, wie dies zum Theil bei den vorher genannten Polychäten der Fall ist und auch schon früher von dem sich im Ganzen bezüglich seiner ungeschlechtlichen Vermehrung sehr einfach verhaltenden Ctenodrilus zu erwähnen war.

Ausbildung von Geschlechtsthieren mit besonderen morphologischen Charakteren (Epitokie, Epigamie).

Manche Polychäten machen noch in späteren Phasen ihres Lebens, nämlich dann, wenn sie in den Zustand der Geschlechtsreife gelangen, eine beträchtliche Metamorphose durch; diese gibt sich häufig stärker ausgeprägt an einem Theil des Körpers, und zwar ganz besonders an seinen hinteren Partien zu erkennen, wobei aber auch der übrige Körper gewissen Modificationen zu unterliegen pflegt. Am bekanntesten ist diese Erscheinung seit Ehlers' Untersuchungen („Borstenwürmer" 1864—68, p. 453) von der Gattung Nereïs, deren modificirte Formen man als Heteronereïs zu bezeichnen pflegt, doch wird sie auch

bei anderen Polychäten (Phyllodociden, Hesioniden, Sylliden, Euniciden, Lycoriden, Glyceriden und Cirratuliden) gefunden. Durch Modification, vor Allem ihres Bewegungsapparates, d. h. also der Parapodien und Borsten, werden die „atoken“ Jugendformen zu den „epitoken“ Geschlechtsthieren. Die Art und Weise dieser Veränderungen („Epitokie“ von Ehlers, „Epigamie“ von Claparède), sowie die Körperregion, an der sie sich vollziehen, wird durch die Lebensverhältnisse der betreffenden Arten bestimmt; mit Vorliebe ist es aber eine Reihe hinterer Körperringe, die durch bessere Ausbildung der Ruder eine grössere Beweglichkeit erlangt. Die Epitokie kann recht verschiedene Formen annehmen und

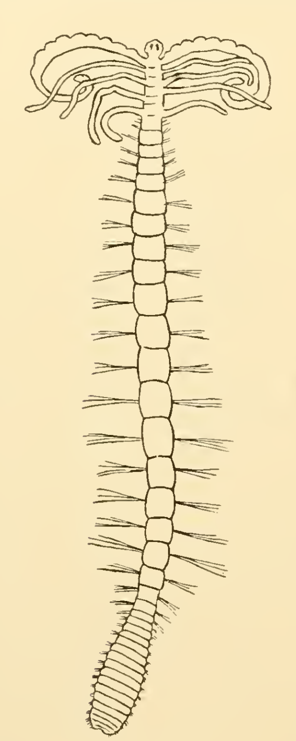


Fig. 434.

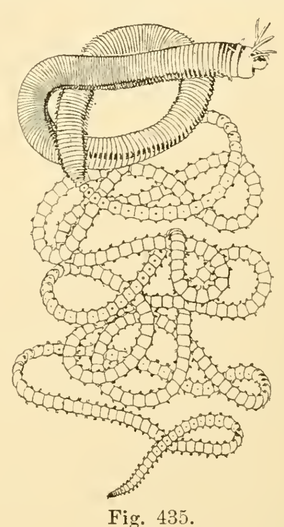


Fig. 435.

Fig. 434. Dodecaceria concharum, die epitoke „sedentäre“ Form *C*, deren breiteres und mit kürzeren Borsten versehenes Hinterende sich vor dem übrigen, mit langen Borstenbündeln ausgestatteten Rumpf auszeichnet. (Nach Caullery und Mesnil, 1898.)

Fig. 435. Eunice viridis, Palolowurm der Samoa- und Fidji-Inseln in natürl. Grösse. Der vordere breite atoke, der hintere schmale epitoke Theil; letzterer ist der schwärmende „Palolo“. (Nach Woodworth, 1907.)

nicht immer führt sie zur Ausbildung besonders beweglicher, sondern unter Umständen auch etwas schwerfälligerer Formen, ja es können durch diese Einrichtung innerhalb der Grenzen ein und derselben Art recht verschiedenartig gestaltete Geschlechtsthiere zur Ausbildung kommen. So unterscheiden Caullery und Mesnil bei einer Cirratulide, Dodecaceria concharum, eine Form (*A*), die auch im geschlechtsreifen Zustand denselben Habitus beibehält, sowie eine zweite Form (*B*), deren Männchen und Weibchen leicht beweglich sind, während die Geschlechtsthiere der dritten Form (*C*) sehr schwerfällig bleiben. Bei diesen wie auch bei manchen anderen Formen wird also der ganze Körper durch die epitoken Umwandlungen betroffen. Auf die recht complicirten, auch in der neueren Zeit wieder studirten Verhältnisse

der Epitokie kann nicht näher eingegangen werden (vgl. ausser EHLERS die Arbeiten von MC INTOSH, MALAQUIN, CAULLERY und MESNIL, FAGE, TREADWELL); hier interessirt vor Allem die eigenartige Modification der hinteren Körperpartie, welche auch an der oben erwähnten Dodecaceria im geschlechtsreifen Zustand deutlich hervortritt (Fig. 434). Auf dieses Verhalten ist deshalb besonderes Gewicht zu legen, weil manche der epitoken Formen, wie auch andere Polychäten, in der Lage sind, Theile ihrer hinteren Körperpartie abzustossen, ähnlich wie sich von der Bandwurmkette einzelne Proglottiden oder Gliederstrecken ablösen (vgl. oben p. 591 ff.).

Das Abstossen ganzer Körperpartien findet sich bei verschiedenen, im System weit von einander getrennten Anneliden, so nach EISIG bei Capitelliden (Clistomastus), bei denen nach und nach verschieden lange hintere Körperstrecken abgeschnürt werden, um einige Zeit frei zu leben und die Geschlechtsproducte ins Wasser zu entlassen. Das bekannteste Beispiel hierfür ist der wegen seiner höchst eigenartigen biologischen Verhältnisse immer wieder untersuchte Palolowurm der Südseeinseln (Eunice viridis), dessen Epitokie sich in einer ganz besonderen und sehr auffallenden Weise äussert, indem ein sehr beträchtlicher Theil des Körpers gegenüber dem Vorderkörper in Gestalt, Umfang und Bewehrung der Segmente wesentlich modificirt erscheint (Fig. 435). Diese epitoken, 250—430 Segmente zählenden Körperstrecken sind es, welche sich von der breiten vorderen (atoken) Partie des in Kanälen von Corallenblöcken lebenden Wurmes ablösen. Dies geschieht bekanntlich periodisch, von äusseren Umständen abhängend und hat das Auftreten der ungeheueren, aus männlichen und weiblichen Wurmstrecken bestehenden Palolo-Schwärme zur Folge (FRIEDLÄNDER, KRÄMER, WOODWORTH, EHLERS, MC INTOSH, BRUNELLI-SCHÖNER u. A.). Dem besonders von den Samoa- und Fidji-, aber auch von anderen Südseeinseln bekannten „Palolo“ schliessen sich andere an, so eine zweite Eunicide (Eunice dubia WOODWORTH), die mit E. viridis zusammen vorkommt, und der sogenannte atlantische Palolo (früher fälschlich als Staurocephalus bezeichnet), ebenfalls eine Eunicide (E. fucata EHLERS), die sich beide hinsichtlich der Umgestaltung und Loslösung ihrer hinteren Körpertheile ähnlich wie E. viridis verhalten (EHLERS, A. G. MAYER, WOODWORTH). Anders der japanische Palolo (Ceratocephale osawai), ein zu den Lycoriden gehöriger Polychät, bei welchem nicht die hintere, sondern die vordere Körperpartie den epitoken Zustand annimmt, die Geschlechtsproducte zur Ausbildung bringt und sich von der hinteren schmäleren Körperstrecke abschnürt (Fig. 436 *A* u. *B*). Diese bewahrt den atoken Zustand, in welchem sich vorher der ganze Wurm befand, wie durch directe Beobachtung festgestellt werden konnte (OSAWA, IZUKA). Beim Ablösen der ebenfalls periodisch, mehrmals im Jahr schwärmenden Vorderenden bleiben die atoken Hintertheile im Schlamm, in dem die Würmer leben, zurück und gehen hier zu Grunde.

Es ist von besonderem Interesse, dass die Epitokie bei den Palolowürmern nur einen bestimmten Theil des Körpers betrifft und hier eine sehr starke Veränderung mit sich bringt (Fig. 435), während sie den übrigen Körper, der in seiner früheren Lebensweise verharrt, offenbar ziemlich unbeeinflusst lässt. Dies gilt jedenfalls vom samoanischen und

atlantischen Palolo, aber auch bei dem japanischen Palolo liegen die Verhältnisse ähnlich (Fig. 436), zumal auch bei ihm die Lebensweise der zurückbleibenden Körpertheile die gleiche bleibt. Dass die Epitokie im einen Fall die vorderen, im anderen die hinteren Körperpartien in diesem weitgehenden Masse zu beeinflussen in der Lage ist, sei ebenfalls noch besonders hervorgehoben.

Der Ablösung einzelner Körperstrecken und ihrer damit im Zusammenhang stehenden Modification, wie sie beim „Palolo" ganz besonders deutlich zum Ausdruck kommt, musste hier etwas eingehender gedacht werden, weil sie zu anderen, für uns wichtigeren

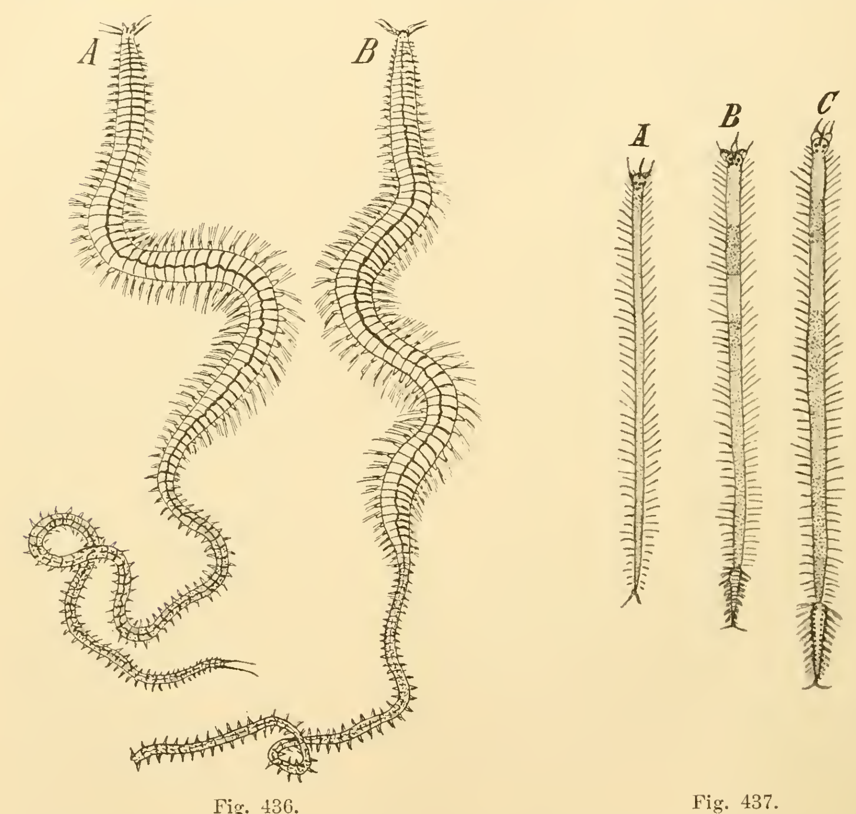


Fig. 436. *A* u. *B* Ceratocephale osawai, der japanische Palolo, *A* in der Ausbildung der vorderen epitoken Körperpartie, *B* diese fertig ausgebildet und deutlich von der hinteren atoken Partie abgesetzt. (Nach Izuka, 1903.)

Fig. 437. Haplosyllis spongicola. *A* die Jugendform, *B* u. *C* geschlechtsreifes Männchen und Weibchen mit Schwimmknospe. (Nach F. Albert, 1886—87.)

Erscheinungen hinüber führt. Dies gilt auch für das Verhalten der Haplosyllis spongicola, einer in dem Kanalsystem der Schwämme, Corallen etc. lebenden Syllidee, die in ihrer Jugendzeit nichts besonderes zeigt (Fig. 437 *A*), aber dann, wenn in den beiden hinteren Körperdritteln die Geschlechtsproducte zu reifen beginnen, eine auffallende Differenzirung ihres hintersten Körperabschnittes erlangt

(Fig. 437 *B*). Durch kräftigere Ausbildung der Parapodien und Borsten an den letzten 20—30 Segmenten wird dieser Abschnitt zu einer „Schwimmknospe“, die sich loslöst (Fig. 437 *C*), um frei herumschwimmend den Geschlechtsproducten eine bessere Verbreitung zu geben (F. ALBERT). Dieselben kopflosen Schwimmknospen, überhaupt ein völlig entsprechendes Verhalten konnten PRUVOT und MALAQUIN für Syllis (Haplosyllis) hamata CLAP. feststellen, die mit jener Art identisch sein dürfte.

In den zuletzt besprochenenen Fällen, Palolo und Haplosyllis sind es unvollständige Theilstücke des Körpers, welche zwar nach der Abtrennung von diesem eine Zeit lang selbstständig zu leben vermögen, aber schliesslich zu Grunde gehen müssen, da ihnen wichtige und auf die Dauer unentbehrliche Theile ihres Körpers fehlen. Die sogenannten Schwimmknospen von Haplosyllis stehen auf einer höheren Stufe und sind für die Erfüllung ihrer Aufgabe insofern sehr geeignet, als sie bereits vor ihrer Ablösung eine besondere Ausrüstung dafür erhielten und geschickt „pfeilschnell nach Art der Nereïden (in der Heteronereïsform) schwimmend das Wasser durcheilen“. Infolge ihrer besseren Ausbildung gleichen sie schon mehr den vollständigen (mit Kopf versehenen) Individuen, die sich bei anderen Sylliden vom Mutterthier ablösen, ja es treten an ihrem Vorderende bereits gewisse Differenzirungen auf, welche an eine Kopfbildung immerhin erinnern.

Die Epitokie mit ihrer Ablösung von Körpertheilen, welche zur Verbreitung der Geschlechtsproducte dienen und für das dazu nöthige zeitweise freie Leben besonders ausgerüstet werden, führt hinüber zur **Schizogamie** (MALAQUIN), bei welcher die am Hinterende sich ablösenden Theilstücke in Folge der vorher eingetretenen, weiter gehenden Regeneration nunmehr mit einem Kopf versehen, also wirkliche Individuen sind.

Bei den engen Beziehungen, welche sich hier zwischen Epigamie (Epitokie) und Schizogamie ergeben, ist es sehr naheliegend, die letztere Erscheinung durch Differenzirung einzelner Körperpartien, welche späterhin völlige Selbstständigkeit gewinnen, zu erklären. In consequenter Verfolgung dieses Erklärungsversuches könnten die Theilungserscheinungen am Annelidenkörper überhaupt auf diese Weise aufgefasst werden und das würde dann schliesslich auch für die (vorher als Schizogonie bezeichneten) Vorgänge zu gelten haben, bei denen die durch Theilung aus einander hervorgehenden Individuen nicht nur in ihrer Gestalt, sondern auch in der Fähigkeit, sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen, übereinstimmen. Durchaus unmöglich erscheint dies nicht, aber es wird kaum nachzuweisen sein, denn der Weg bis zu den sich derartig verhaltenden Anneliden, etwa den Limicolen, ist ein weiter, zumal bei diesen die Epitokie gar nicht vorkommt. Eher liessen sich schon die oben erwähnten Verhältnisse der Tubicolen auf diese Weise deuten.

Im Hinblick auf die weit einfacheren Theilungsvorgänge, die wir bereits kennen lernten, ist die Annahme eines secundären Zusammentreffens der Epigamie mit der Schizogamie noch näher liegend. Die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung ist bei den Anneliden ziemlich verbreitet; dass sie sich auch bei denjenigen Formen findet, die zur Epitokie hinneigen, würde nichts Ungewöhnliches sein, und so würde sich unter den sie sehr begünstigenden Einrichtungen

der Epitokie die Theilungsfähigkeit dieser Anneliden gewissermassen von selbst ergeben.

Uebrigens hat man auch den umgekehrten Weg eingeschlagen und die Epitokie von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung hergeleitet. Durch Einleitung, aber nicht völlige Durchführung der Theilung, würde die Differenzirung am Hinterende epitoker Anneliden zu erklären sein. Eine derartig entwickelte epitoke Form (Fig. 437) würde also gewissermassen die Verbindung zweier Individuen darstellen, von denen das hintere jedoch nicht zu völliger Ausbildung gelangt ist. Insofern man auch bei manchen anderen Thieren zur Zeit der Geschlechtsreife am Körper oder an einzelnen seiner Theile oft recht beträchtliche morphologische Aenderungen auftreten sieht, wird man dieser letzteren Herleitung der Epitokie keinen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit zuzusprechen vermögen, sondern besser den vorher gekennzeichneten Weg einschlagen, um die beiden Erscheinungen (Epigamie und Schizogamie) in Verbindung zu bringen. Dass man zu letzterem berechtigt ist, geht nicht nur aus den vorher geschilderten Verhältnissen epitoker Anneliden, sondern auch aus dem Vorkommen beider Erscheinungen innerhalb der Grenzen ein und derselben Art hervor, so bei Autolytus (nach Malaquin und Mensch). Auf letzteres Verhalten wird noch zurück zukommen sein (vgl. p. 616), im Uebrigen muss hinsichtlich dieser Vorgänge und ihrer Deutung auf die Arbeiten der betreffenden Autoren verwiesen werden (Ehlers, Claparède, Perrier, Viguier, Malaquin, Eisig, Albert, Mc Intosh, Caullery und Mesnil, St. Joseph, Pruvot, Mensch, Brunelli-Schöner u. A.).

Entstehung morphologisch und generativ verschiedenartiger Individuen durch Theilung (Schizogamie).

Wenn nicht geschlechtsreife oder Jugendformen sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und dies durch Generationen fortgesetzt wird, so liegt es nahe, dass die schliesslich auftretende Geschlechtsgeneration eine von jenen ungeschlechtlichen Generationen verschiedene Lebensweise annimmt und damit auch abweichende morphologische Charactere erhält. Dies tritt schon bei den in ihrer Fortpflanzungsweise der Schizogonie noch sehr nahe stehenden Anneliden ein (p. 607 ff.) und kommt dann in Verbindung mit den Erscheinungen der Epitokie immer mehr zum Ausdruck. Die klassischen Beispiele dafür liefern die Syllideen, bei denen diese Fortpflanzungsverhältnisse am verbreitetsten und auch am besten studirt sind.

Aus der Fülle von Beobachtungen, welche diese ungemein interessanten Objecte hervorriefen, seien von älteren Untersuchungen nur diejenigen von O. F. Müller, Quatrefages, Milne Edwards, Leuckart, Krohn, A. Agassiz, Claparède, Ehlers, von neueren Langerhans, St. Joseph, Viguier, Malaquin, Perrier, Pruvot und Mensch (1900) genannt, im übrigen aber auf die letztere, weil neuere Darstellung, sowie auf die schöne Monographie von Malaquin (1893) verwiesen.

Auch bei den Syllideen kann sich die Theilung zunächst unter einem ganz ähnlichen Bild vollziehen, wie wir sie früher kennen lernten (p. 604, Fig. 430 u. 431), so tritt bei Autolytus cornutus und einigen anderen Autolytus-Arten ziemlich weit vorn am Körper (in der Gegend des 13. und 14. Segments) eine Regenerationszone auf, und hier erfolgt dann die Theilung (Fig. 438 *A*, A. Agassiz,

St. Joseph, Malaquin). Dadurch wird also ein vorderes kürzeres und hinteres längeres Individuum gebildet, ersteres das ungeschlechtliche, letzteres das Geschlechtsthier. Die zu Männchen und Weibchen werdenden Geschlechtsthiere nehmen in Ausbildung (Umfang und Bewehrung) der vorderen Körperringe eine ziemlich abweichende Beschaffenheit vom Stammthier, so wie auch unter sich an, so dass man sie früher als besondere Gattungen, Polybostrichus die Männchen, Sacconereïs die Weibchen, beschrieb, welche Bezeichnungen für die Geschlechtsthiere der Autolytinen auch jetzt noch gebräuchlich sind.

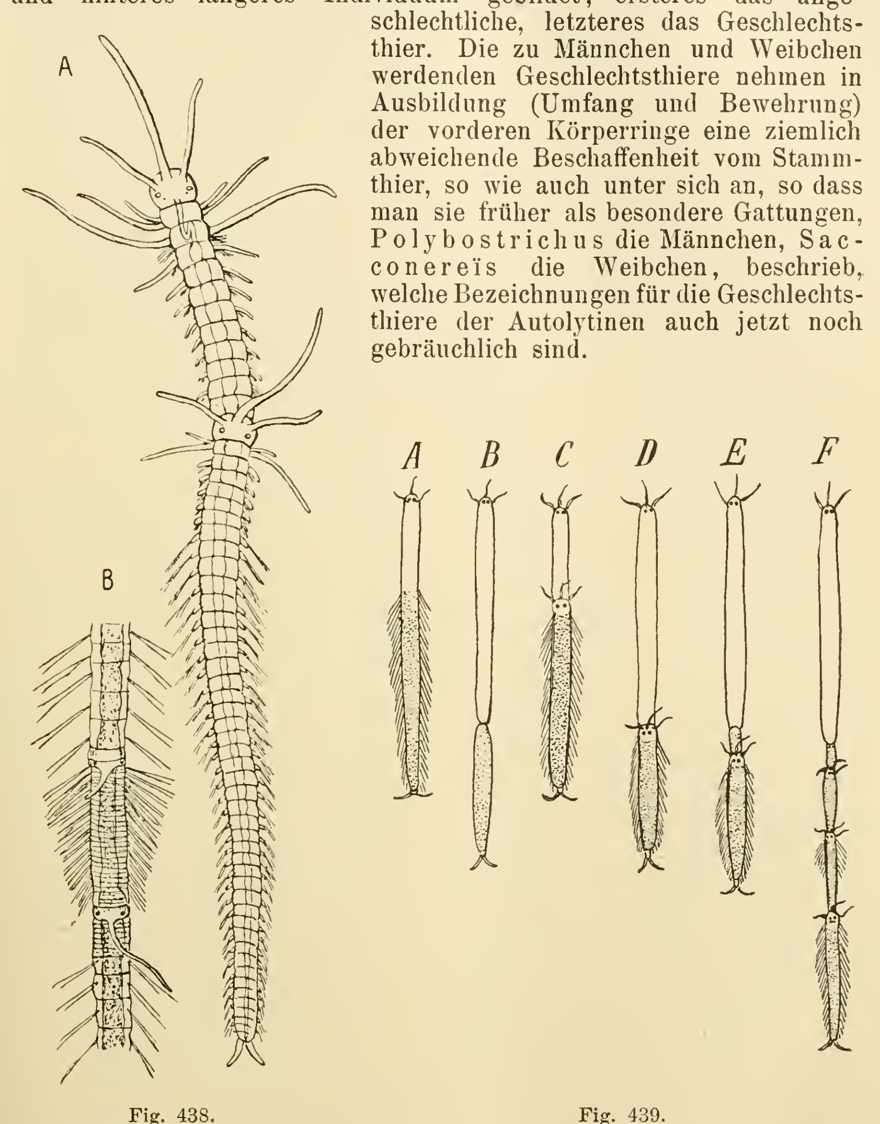


Fig. 438. Fig. 439.

Fig. 438. *A* Autolytus cornutus in Theilung. (Nach A. Agassiz, 1862.) *B* in mehrfacher Theilung befindliche Nais (Stylaria) proboscidea mit 2 Regenerationszonen. (Nach Leuckart, 1851.)

Fig. 439. Schematische Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Syllideen. (Nach Malaquin, 1893.)

A „Epigamie" (Heterotokie), *B* Syllis hyalina, *C* Autolytus, Theilung in der vorderen Körperregion, *D* Autolytus, Theilung in der hinteren Körperregion, *E* u. *F* beginnende und fortschreitende Kettenbildung.

Bei anderen Arten von Autolytus (A. Edwardsi z. B.) rückt die Regenerationszone viel weiter nach hinten am Körper und hier

bildet sich dann auf ganz ähnliche Weise ein neues Individuum (Fig. 439 *D*). Dieses ist zwar (im Gegensatz zu dem vorhergehenden Modus der „stolonisation scissipare“ von MALAQUIN, Fig. 439 *C*) beträchtlich kleiner als das Stammthier, aber immerhin noch von ansehnlicher Grösse. Der eine Sprössling bleibt aber nicht wie bei Autolytus cornutus allein, sondern nach theilweiser Regeneration des Hinterendes am vorderen (Stamm-)Tier tritt hier ein zweiter Sprössling auf (Fig. 439 *E*), dem weitere folgen können („Stolonisation scissipare et gemmipare“ von MALAQUIN).

Wenn der Vorgang von den Autoren zumeist „Stolonisation“ genannt wird und die sich nach hinten abschnürenden Individuen den Namen „Stolonen“ erhalten, so möchten wir diese Bezeichnung im Hinblick auf die von Individuen und Stöcken der Cölenteraten und Bryozoen abgeschickten Ausläufer lieber vermeiden. Zwar können auch diese Stolonen (wie diejenigen der Tunicaten, p. 737 und weiter hinten) zur Bildung neuer Individuen Veranlassung geben, doch ist der Vorgang ein wesentlich anderer, wie aus der früheren und noch folgenden Darstellung zu entnehmen ist (p. 567, 575 u. 670).

Die Zahl der vom Stammthier gebildeten Zoide kann recht gross werden und ähnlich, wie es schon früher für die Limicolen angegeben wurde, findet man bei manchen Autolytus-Arten Ketten bis zu 10 Individuen (A. varians); bei Myrianida kennt man sogar solche von 30 Individuen (Fig. 439 *F* u. 440). Das letzte Zoid der Kette ist dann das zuerst entstandene und die vorhergehenden folgen der Reihe nach, so dass das jüngste dem Stammthier am nächsten liegt, so wie es bei Naïs proboscidea der Fall ist (p. 605). Bei diesen rasch auf einander folgenden Sonderungen neuer Individuen ist schliesslich von einer Differenzirung der an das letzte Zoid abgegebenen Theile kaum mehr die Rede, d. h. es werden vom Stammthier überhaupt keine eigentlichen Segmente mehr geliefert, sondern an seinem hintersten Körperring entsteht auf die schon früher besprochene Weise, nur noch weitergehend, eine Wucherungszone, aus welcher sich die neu zu bildenden Zoide herausdifferenziren (MALAQUIN, MENSCH). Entsprechend dem grossen Bedarf ist die Masse des wohl in der Hauptsache durch Wucherung des Ectoderms zu Stande gekommenen „embryonalen Gewebes“ eine sehr bedeutende und ganz allmählich findet hier die Entwicklung neuer Segmente statt, welche Kopf und Rumpf der Zoide liefern, aber auch zur Ergänzung des Stammthierkörpers beitragen können. Die ursprüngliche Theilung ist hier in einen Process übergegangen, den man nicht mit Unrecht als Knospung bezeichnet hat (Blastogamie, „Stolonisation gemmipare“, von MALAQUIN). Man wird aber auch in diesem Fall, wie bei den Limicolen, daran festzuhalten haben, dass dieser Fortpflanzungsmodus sich aus der Theilung heraus entwickelt hat, dass ihn alle Uebergänge mit ihr verbinden und er eben nur als eine Modification von ihr erscheint. Man kann schliesslich hier wie bei anderen Thierformen von einem Uebergang zwischen Theilung und Knospung sprechen (vgl. hierzu auch p. 605).

Obwohl bei den Autolytus-Formen eine so ausgesprochene Differenzirung der Geschlechtsthiere (als Polybostrichus [♂] und Sacconereïs [♀]) vorhanden ist, kann dennoch auch das Stammthier zur Hervorbringung von Geschlechtsproducten befähigt sein, nachdem es bereits

mehrere Zoide zur Ausbildung und Abschnürung gebracht hat (MENSCH). Auch kommt es bei den kettenbildenden Formen, so bei Autolytus varians (nach den Beobachtungen von MENSCH) vor, dass nur ein einziges Zoid gebildet wird und die Theilungszone ungefähr in der

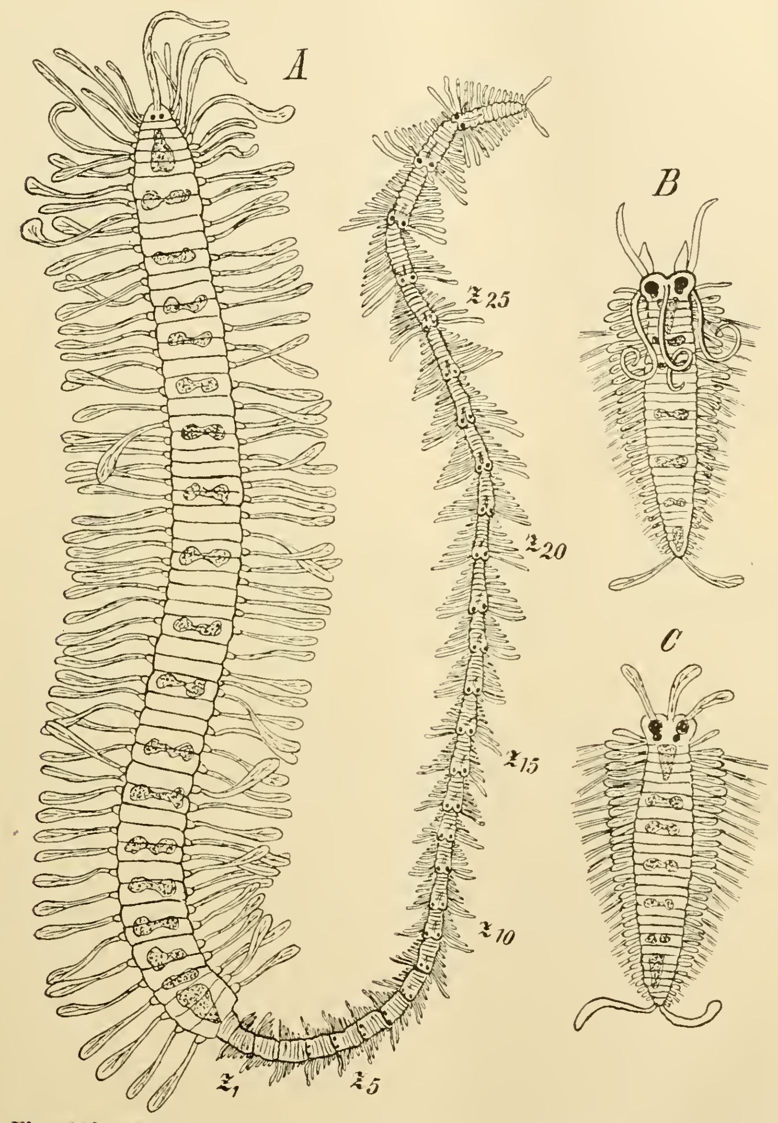


Fig. 440. Myrianida fasciata. *A* Stammthier mit 29 Zoiden (z_1—z_{29}), *B* männliches (Polybostrichus), *C* weibliches (Sacconereis) Geschlechtsthier. (Nach MALAQUIN, 1893.)

Mitte des Körpers liegt. Dann würde also bei dem ersteren Verhalten die Differenz der verschiedenartigen Individuen in generativer Hinsicht wegfallen oder doch stark zurücktreten, während im letzteren Fall

eine „blastogame oder gemmipare“ Form sich gelegentlich auf dem Wege der echten Theilung (Paratomie, Schizogamie) fortpflanzt.

Wenn das schizogame Stammthier schliesslich noch Geschlechtsproducte erzeugen kann (Autolytus, Proceraea), so hat man darin einen Uebergang zur „Epigamie“ (Epitokie) gesehen, zumal eine ausgesprochene Epitokie mit der Schizogamie innerhalb der Grenzen ein und derselben Art auftreten kann. Autolytus longeferiens vermehrt sich durch Schizogamie, bringt also Polybostrichus-♂ und Sacconereïs-♀ hervor (St. Joseph, Malaquin), aber das als A. longeferiens bekannte Stammthier (die sogenannte Amme) kann auch bei dieser Species nicht nur Geschlechtsproducte bilden, sondern sich durch die characteristische Ausgestaltung der Schwimmborsten u. s w. zur epitoken Form umwandeln (Malaquin). Andererseits kann nach den Beobachtungen von Malaquin eine Syllidee (Exogone gemmifera), welche für gewöhnlich nur Epitokie zeigt, gelegentlich auch zur Schizogamie übergehen. Auf die Beziehungen der Epitokie zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung musste weiter oben (p. 611) bereits eingegangen werden.

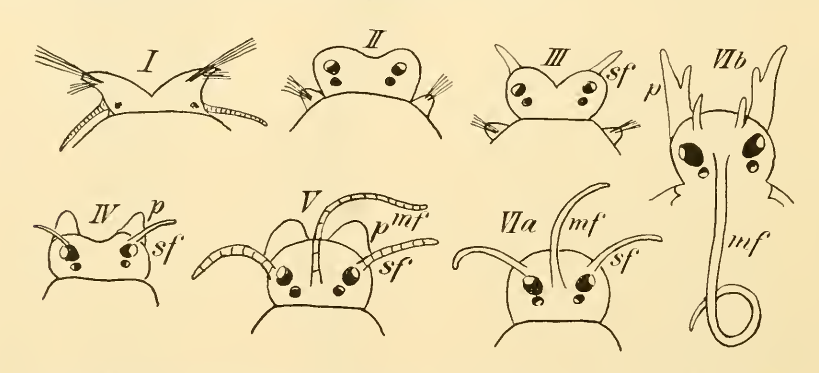


Fig. 441. Die verschiedenen Formen des Vorderendes der frei schwimmenden Geschlechtsthiere bei den Sylliden. (Nach Malaquin, 1893.)
I „Schwimmknospen“ von Syllis hamata, *II* Tetraglena-Form von Trypanosyllis, *III* Chaetosyllis, *IV* Syllis amica, *V* Joda-Form von S. hyalina, *VIa* Sacconereïs (♀), *VIb* Polybostrichus (♂) von Autolytus.

In Verbindung mit der Epitokie wurde auch bereits der Ablösung der als „Schwimmknospe“ besonders ausgestatteten hinteren Körperpartie (bei Haplosyllis, p. 611) gedacht. Zu diesem Verhalten fehlt es von demjenigen, bei welchem (wie bei Autolytus und Myrianida) am Hinterende vollständige Geschlechtsthiere erzeugt werden (Fig. 439 *D* u. 440) nicht an Uebergängen, die sich vor Allem an der Ausbildungsstufe des Kopfes zu erkennen geben. In dieser Beziehung sind die durch den Besitz der Genitalorgane und langer Schwimmborsten ausgezeichneten Zoide der Syllideen recht verschieden ausgestattet. Es lässt sich eine Reihe solcher Ausbildungsstufen aufstellen, welche von Malaquin folgendermassen formulirt wird:

1) Die kopflosen „Schwimmknospen“ von Syllis hamata (Haplosyllis spongicola, Fig. 441 *I*).

2) Die Tetraglena-Form mit sehr einfachem, der Cirren entbehrenden Kopf (Fig. 441 *II*), wie sie bei Trypanosyllis, Exogone gemmifera etc. gefunden wird.

3) Chaetosyllis, der schon etwas mehr differenzirte Kopf zeigt die beiden Seitenfühler (Fig. 441 *III*), Syllis prolifera, S. variegata etc.

4) Stadium der Syllis amica (Fig. 441 *IV*); zu den beiden Seitenantennen sind die beiden vorderen Palpen hinzugekommen.

5) Joda-Form der Syllis hyalina (Fig. 441 *V*); ausser den Seitenfühlern und Palpen ist noch ein Mittelfühler ausgebildet.

6) Dieser Reihe würden dann noch die Sacconereïs-♀ und Polybostrichus-♂ der Autolytus-Formen mit ihrem 3 bezw. 5—7 Cirren tragenden Kopf anzufügen sein (Fig. 441 *VIa* u. *b*).

Darüber, ob die Entwicklung in der hier genannten Reihenfolge stattgefunden hat, d. h. ob sie von einfacheren zu complicirteren Formen allmählich erfolgte oder ob nicht vielmehr Rückbildungsvorgänge stattgefunden haben und dann eher die umgekehrte Anordnung das Richtige träfe, soll hier nicht gesprochen werden, zumal bei Behandlung der Epitokie dieser Punkt schon berührt werden musste (p. 611—612). Wenn auch die Möglichkeit vorliegt, dass die betreffenden Formen überhaupt nicht so direct auf einander zu beziehen und von einander herzuleiten sind, so ergibt sich aus jener Reihe doch immerhin ein deutliches Bild davon, in welcher Weise sie (in der einen oder anderen Richtung) zu Stande kamen.

Entstehung der Geschlechtsthiere durch Knospung.

Als Knospung ist die Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, welche wir von den limicolen Oligochäten und Syllideen kennen lernten, häufig und sogar vorwiegend bezeichnet worden. Wir haben diese Vorgänge dagegen der Theilung zugerechnet, da sie nur als eine besondere Modification von ihr erscheinen (p. 605 u. 614). Knospungsvorgänge werden aber thatsächlich bei Anneliden beobachtet, indem man das Hervorwachsen neuer Individuen aus kleinen unscheinbaren, an den Seiten des Körpers neben einander liegenden Anlagen mit Recht als „laterale Knospung“ angesprochen hat.

Bei den wenigen bekannt gewordenen Fällen von lateraler Knospung handelt es sich ebenfalls um Angehörige der Syllideen, von denen die laterale Knospung der merkwürdigen, verzweigten Syllis ramosa (Fig. 444) schon länger bekannt ist, während einige andere Syllideen, bei denen sich der Vorgang auf abweichende Weise (als ventroterminale Knospung) vollzieht, erst später beobachtet wurden (Fig. 447, p. 622).

Laterale Knospung.

Nicht allzu selten kommt es bei Anneliden vor, dass in Folge von Verletzungen an der betreffenden mehr nach vorn oder hinten gelegenen Stelle ein neues Hinterende (seltener ein neues Vorderende) neben dem vorhandenen Körperende hervorwächst und dadurch eine Doppelbildung entsteht. Solche Würmer (Polychaeten wie Oligochäten) mit doppeltem Hinterende sind häufig beobachtet worden (Malaquin, 1893; Andrews, 1894; Caullery und Mesnil, 1897; Korschelt, 1904), auch ist es gelungen, derartige Zwei- und Dreifachbildungen auf experimentellem Wege hervorzurufen (Korschelt, 1904 u. 1907; C. Müller, 1908).

An die Würmer mit zwei- oder dreifachem Schwanzende (Fig. 442) erinnert das Verhalten der Syllis ramosa, bei welcher ebenfalls an gewissen Stellen des Körpers (ganz ähnlich wie bei jenen Verletzungen) aus kleinen Regenerationsknospen Anfangs ganz kurze, sich bald continuirlich verlängernde Schwanzenden hervorwachsen (Fig. 443 *A—D*, Mac Intosh, Oka). Die Knospen können an der Stelle auftreten, an welcher eigentlich ein Cirrus liegen sollte (Fig. 443 *A*, *b*), und es besteht die Vermuthung, dass sie aus der durch den Verlust des Cirrus verursachten Wundstelle hervorgingen. Ebenso dürften die gelegentlich dicht neben einander auftretenden Knospen (Fig. 443 *D*), welche den Eindruck einer Doppel- oder sogar Dreifachbildung machen, durch die Art der Verwundung oder durch eine erst nach Beginn der Neubildung eingetretene Verletzung zu erklären sein, in ähnlicher Weise etwa, wie das Zustandekommen der vorerwähnten Dreifachbildung von Tubifex (Fig. 442) direct beobachtet werden konnte.

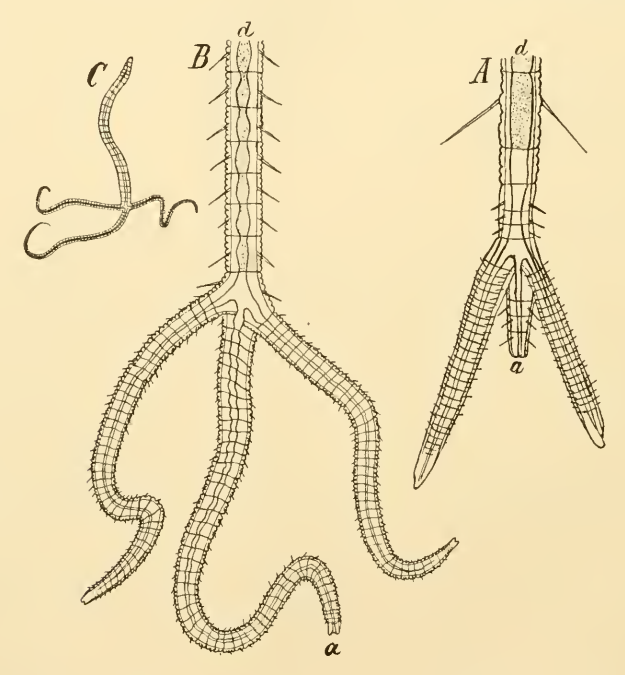


Fig. 442 *A—C*. Tubifex rivulorum. *A* Hinterende mit kurzem primären Regenerat und 2 seitlichen, secundären Regeneraten, *B* Hinterende desselben Thiers in einem späteren Stadium, *C* das ganze Thier mit den drei weiter ausgewachsenen Hinterenden in einem noch älteren Zustand. *a* After, *d* Darmkanal. (Nach C. Müller, 1908.)

Wie bei dieser, findet auch hier eine Umarbeitung von Material statt, indem das vorher noch vorhandene Parapodium mit dem fortschreitenden Wachsthum der Knospe immer kleiner wird und sammt seinen Borsten schwindet (Fig. 443 *A* u. *C*, *b*).

Tritt die Knospe an Stelle eines verloren gegangenen Cirrus auf, so liegt es in der Natur der Sache, dass sie einseitig ist (Fig. 443 *A* u. *C*), häufig werden aber zwei gegenständige Knospen angetroffen (Fig. 443 *A*, *B*, *D*) und dann sind sie an beiden Seiten eines Seg-

ments entstanden, welches zwischen die vorhandenen eingeschaltet wurde (Fig. 443 *A*).

Die Zahl der neugebildeten Schwanzenden ist bei Syllis ramosa eine recht beträchtliche, und da auch sie wieder neue Schwanzenden liefern können, kommt eine Verzweigung des Wurmes zu Stande (Fig. 444), welcher sich auf diese Weise im Canalsystem von Aulochone und anderen Hexactinelliden ausbreitet.

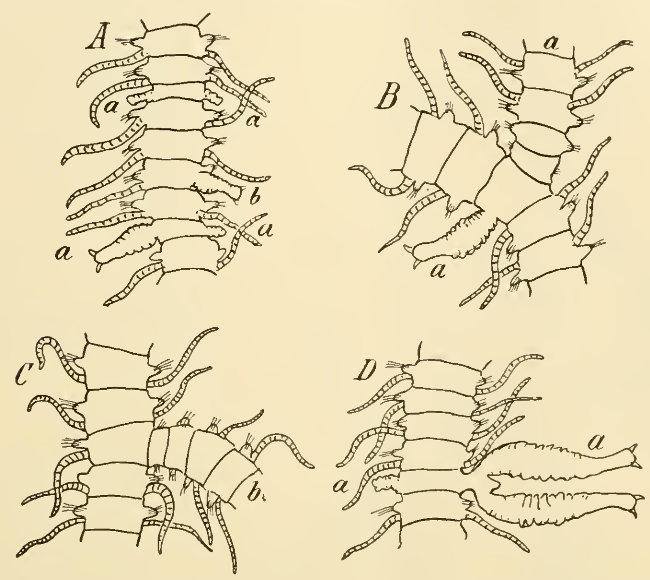


Fig. 443. Stücke vom Körper der Syllis ramosa mit Schwanzknospenbildung. (Nach Oka, 1895.)

a Knospen an Schaltsegmenten, *b* Knospen an Stelle von Cirren. Die papillenartigen Fortsätze am freien Ende der Knospen wachsen später zu den langen Cirren des Endsegments aus.

Man hat hier in Folge der Knospung und der durch sie hervorgerufenen Verzweigung von einer Stockbildung gesprochen, doch darf nicht verkannt werden, dass diese insofern eigenartig und unvollkommener Natur ist, als die einzelnen „Individuen" im Gegensatz zu anderen Thierstöcken freie Schwanzenden haben, mit den Kopfenden aber am Stock befestigt sind und des Kopfes, d. h. eines sehr wichtigen und für die Individualität gewöhnlich als ausschlaggebend betrachteten Körpertheils entbehren. Bei Syllis hamata (Haplosyllis spongicola) z. B. ist man geneigt, die sich vom Hinterende ablösenden „Schwimmknospen" nur als einen besonderen Theil des Körpers anzusehen. Ueberträgt man diese Auffassung auf das Verhalten der Syllis ramosa, so würde der anscheinend mit nur einem Kopf versehene „Stock" auf den Werth eines Individuums (mit zahlreichen, sich verzweigenden Schwänzen) zurückzuführen sein, zu welchem eigenartigen Verhalten die vorher erwähnten Mehrfachbildungen (Fig. 442) immerhin einen Uebergang bilden.

Freilich wird man die durch Knospung entstandenen Seitenzweige auch als reducirte Individuen auffassen können, deren Kopf nicht zur Ausbildung gelangt ist und die mit dem Stammthier in Verbindung blieben. Diese Auffassung findet ihre Stütze darin, dass an dem „Stock"

der Syllis ramosa auch kopftragende Individuen entstehen (siehe weiter unten) und solche in Form lateraler Knospen bei anderen Syllideen gebildet werden (p. 622).

Das Vorhandensein der Möglichkeit zur Stockbildung bei den Anneliden (im Sinn anderer Thierformen) wird man Angesichts des Verhaltens von Syllis ramosa und wegen der Thatsache nicht ganz in Abrede stellen können, dass Doppelbildungen bei Anneliden auch am Vorderende beobachtet wurden (Langerhans, 1881; Korschelt, 1904). Freilich sind solche zweiköpfige Würmer verhältnissmässig seltener als die mit mehreren Schwänzen ausgestatteten, aber die Möglichkeit, dass es zu einem Auswachsen der Vorderenden, möglicher Weise zu einer weiteren Verzweigung und somit zu einer echten Stockbildung kommen könnte, erscheint wohl kaum von vornherein als völlig ausgeschlossen.

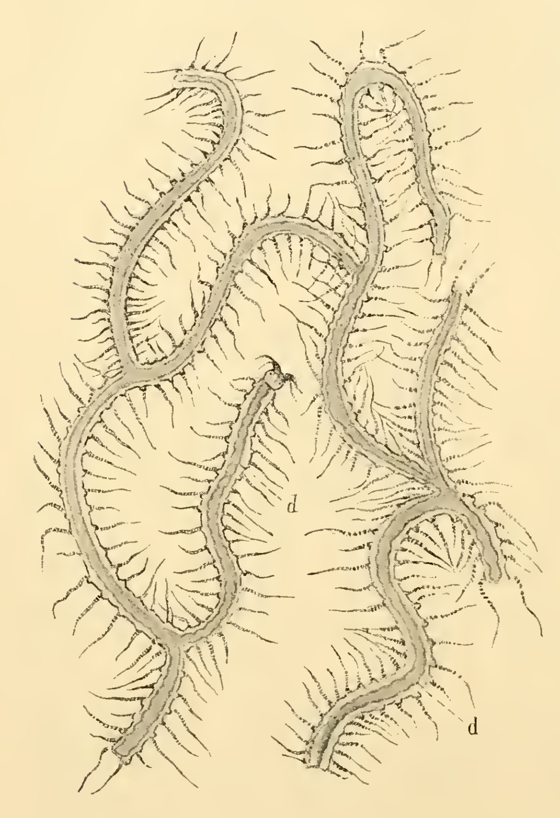


Fig. 444. Theil eines Stockes von Syllis ramosa. (Nach Mac Intosh und einem Präparat des Challenger-Materials aus Aulochone lilium.)
d Darm, der den Verzweigungen des ganzen Wurms folgt; der Stock ist an einigen Stellen verletzt.

Wie soeben schon angedeutet wurde, bringt Syllis ramosa auch kopftragende Individuen hervor, und zwar scheinen diese auf ähnliche Weise wie jene Seitenzweige zu entstehen, wenn sie nicht ebenfalls paarweise und gegenständig an den knospenbildenden Segmenten auftreten (Fig. 445). Ihre Orientirung ist dieselbe, denn ihr Schwanzende ist frei und das Kopfende mit dem Stammthier verbunden, aber ihre Ausbildung weicht bald völlig von demjenigen der (vegetativen) Seitenzweige ab; sie bleiben kurz und gedrungen, bestehen nur aus verhältnissmässig wenigen Segmenten und nehmen eine ganz abweichende Form an. Nur die ersten Segmente, welche eine Art Stiel bilden, sind denen des Stammthiers oder der Seitenzweige ähnlicher, die anderen werden breit und sind im Gegensatz zu denen der Seitenzweige mit Büscheln langer Schwimmborsten ausgestattet (Fig. 445 u. 446). Der Darm, welcher sich Anfangs in die Knospe fortsetzt, scheint mit der fortschreitenden Ausbildung der Geschlechtsproducte verdrängt zu werden. Die Knospe bringt einen zweilappigen fühlerlosen Kopf mit grossen Augen zur Entwicklung, welcher sich von

dem fühlertragenden Kopf des Stammthiers (Fig. 444) sehr wesentlich unterscheidet. Man hat also ein (je nachdem männliches oder weibliches) Geschlechtsthier vor sich, wie es in ähnlicher Weise bei anderen Syllideen zur Ausbildung und Loslösung vom Stammthier kommt. Im Gegensatz zu dem letzteren, welches seiner ganzen Organisation nach an den Schwammkörper gefesselt ist, dürften ihn die Geschlechtsthiere verlassen, um den aus ihren Eiern hervorgehenden Larven eine bessere Verbreitung zu schaffen. Ihre Nachkömmlinge wandern dann jedenfalls wieder in Hexactinelliden ein.

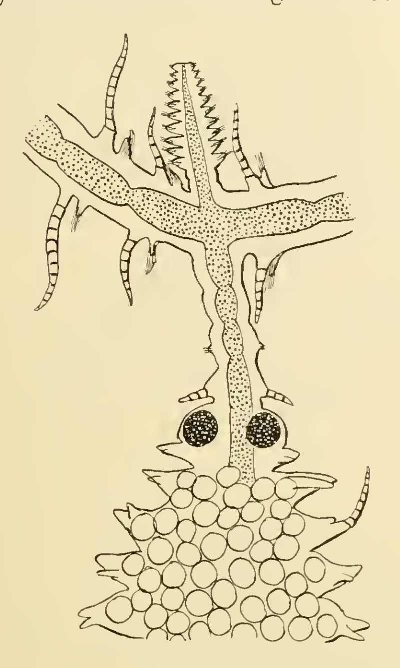


Fig. 445.

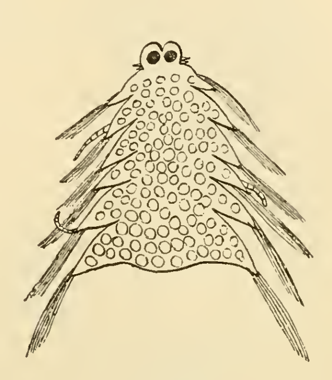


Fig. 446.

Fig. 445. Weibliche Knospe von Syllis ramosa mit dem Stiel am Stammthier sitzend, gegenüber eine jüngere Knospe. (Nach MAC INTOSH, 1885.)

Fig. 446. Vordertheil eines weiblichen Zoids von Syllis ramosa, mit Eiern erfüllt; am Kopf die grossen Augen, die Parapodien mit Schwimmborstenbüscheln. (Nach MAC INTOSH, 1885.)

Ventroterminale Knospung.

Gelegentlich ist beobachtet worden, dass ein Zoid nicht wie gewöhnlich in der Fortsetzung der Längsaxe des Stammthiers nach hinten liegt, sondern dem Hinterende in Form einer Knospe aufsitzt, so dass zunächst der Eindruck einer Doppelbildung des Hinterendes hervorgerufen wird. Aber die Verhältnisse liegen hier insofern anders, als es sich bei dieser von VIGUIER (1886) beobachteten Trypanosyllis zebra um ein an der Rückenfläche des Hinterendes hervorknospendes Zoid der Tetraglenaform handelt, das später zur Ablösung kommt Wie die Zwei- und Vierfachbildungen zur Syllis ramosa, so führt dieses Verhalten hinüber zu demjenigen einiger noch nicht lange bekannten Syllideen, bei denen ventral und seitlich am Hinterende neue Individuen in grösserer Anzahl (14—50) hervorsprossen (JOHNSON, 1902; IZUKA, 1906).

Die bisher bekannt gewordenen drei Arten (Trypanosyllis ingens, gemmipara und misakiensis) verhalten sich im Ganzen ziemlich übereinstimmend, indem in einiger Entfernung vom Hinterende an der Ventralseite des geschlechtslosen Wurms Knospen auf-

treten, die sich nach den Seiten hin verbreiten und schliesslich ein ganzes Bündel junger Zoide in verschiedenen Altersstadien bilden (Fig. 447 *A* u. *B*). Bei dieser Art der Entstehung neuer Individuen liegt es in der Natur der Sache, dass sie aus sehr kleinen, knospenartigen Anlagen hervorgehen müssen, und wenn sich innere Organe,

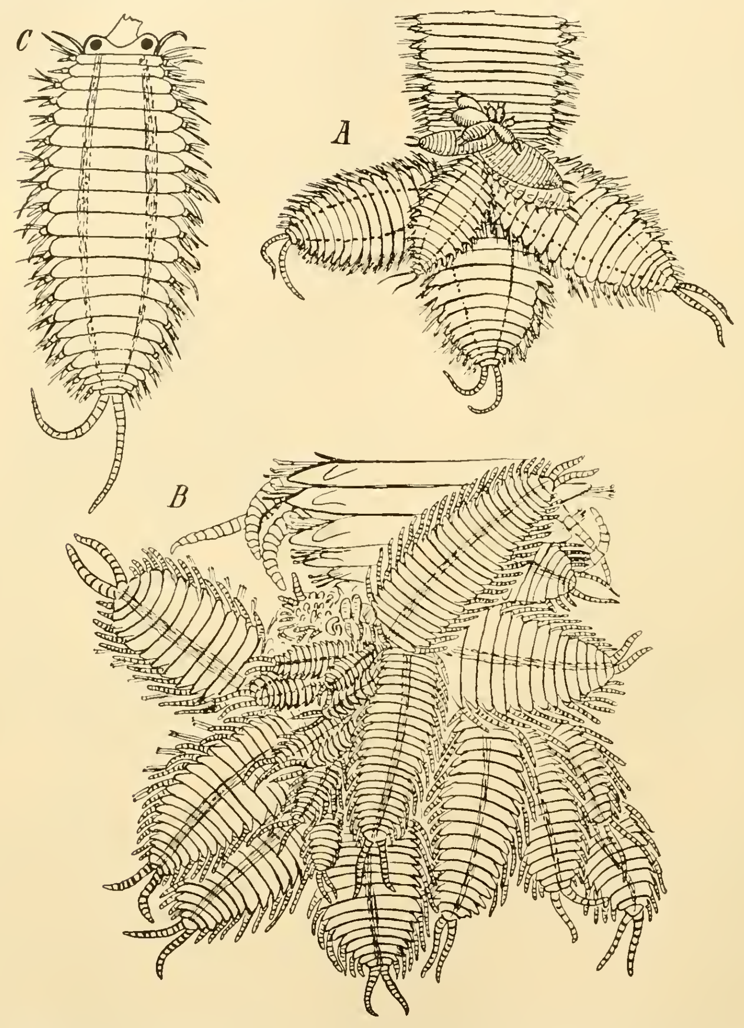


Fig. 447. Hinterende *A* von Trypanosyllis misakiensis, *B* von T. gemmipara, beide in ventraler Ansicht mit zahlreichen Knospen in verschiedenem Ausbildungszustand, *C* eines der durch Knospung entstandenen Geschlechtsthiere von T. misakiensis mit dem Stielrest am Vorderende. (Nach JOHNSON, 1902 und IZUKA, 1906.)

wie der Darmkanal, des Stammthieres in das Zoid fortsetzen, so kann diese Verbindung erst nachträglich entstanden sein. Die Zoide sind durch einen kurzen Stiel mit dem Stammthier verbunden, doch ist dieser im Gegensatz zu demjenigen der S. ramosa nicht gegliedert (Fig. 447 *C* u. Fig. 445). Die Geschlechtsthiere, denn um solche

handelt es sich, zeigen Uebereinstimmung mit denen anderer Syllideen, besonders mit der auch bei anderen Trypanosyllis-Arten vorkommenden Tetraglena-Form (Fig 441 II, p. 616) und weichen dementsprechend in verschiedenen Zügen, vor Allem in der Ausbildung der Kopfform vom Stammthier ab. Der Darmkanal kann zurückgebildet werden, woraus hervorgeht, dass die Zoide nur die Verbreitung der Geschlechtsproducte zu besorgen haben und dann zu Grunde gehen. Vortheilhaft dafür dürfte es sein, dass die Zahl der durch den Knospungsprocess erzeugten Zoide anscheinend eine erheblich grössere als bei der Theilung (bei T. gemmipara nicht weniger als 50 gleichzeitig vorhandener Knospen) sein kann (Johnson, Jzuka).

Obwohl die laterale und ventrolaterale Knospung der Anneliden unter einem ganz anderen Bild verläuft, als ihre Theilung und es daher von vornherein nicht ganz leicht erscheint, sie aus dieser zu erklären, so wird doch kaum etwas anderes übrig bleiben. Dieser Versuch wird erleichtert durch die Fähigkeit des Annelidenkörpers, seitliche Regenerationsknospen zu bilden und diese zu Seitenzweigen auswachsen zu lassen, wovon schon bei Besprechung der lateralen Knospung ausgegangen wurde. Es liegt nichts dagegen vor, dass wie sonst am Hauptkörper, so auch an den Seitenzweigen der Theilungsvorgang auftreten kann. Erwiesen wird dies durch das Verhalten der Syllis ramosa, bei welcher ausserdem der segmentirte „Stiel“ am Kopf der Geschlechtsthiere als modificirter Theil eines Seitenzweiges erscheint (Fig. 445). Jedenfalls bleibt die Orientirung der durch „Knospung“ entstandenen Zoide zum Stammthier dieselbe wie bei der Theilung. Wenn die neuen Individuen schliesslich nicht an Seitenzweigen entstehen, sondern direct aus höchst unscheinbaren Anlagen (eben als „Knospen“) hervorgehen, so ist dies als eine Modification jenes Vorgangs anzusehen, wie sie bei der echten Theilung ebenfalls eintreten kann. Denn auch bei den in linearer Reihe hinter einander liegenden Zoiden der Limicolen- und Syllidenketten gehen die Einzelindividuen schliesslich aus ganz undifferenzirten Anlagen hervor, die man als Knospen bezeichnet hat (p. 605 u. 614). Hier handelt es sich dann um Uebertragung dieses Vorgangs auf die ventralen oder Seitenzweige, wobei allerdings der Unterschied bestehen bleibt, dass an einem Seitenzweig nicht mehrere Individuen auf einander folgen, wie es am Hauptkörper (bei der Theilung) der Fall ist. Immerhin wird man davon absehen und die (laterale wie ventroterminale) Knospung der Anneliden auf ihre Theilung zurückführen dürfen.

D. Allgemeines.

Mehr noch als die von den übrigen Würmern geschilderten Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung geben die zuletzt von den Anneliden besprochenen Erscheinungen Anlass zu weiter gehenden Vergleichungen. Die Herausbildung neuer Individuen aus indifferenten Anlagen sei es in axialer Anordnung oder gar in Form von seitlich (oder ventral) sich abzweigenden Knospen, die mit einer stockartigen Verzweigung verbunden sein kann, scheint geradezu einen Vergleich

mit den bei den Cölenteraten obwaltenden Verhältnissen herauszufordern. Dazu kommt die Ausbildung der von einem ungeschlechtlichen Stammthier sich loslösenden Zoide zu Geschlechtsthieren, welche sich mit dem Generationswechsel der Cölenteraten in Parallele setzen lässt.

Was zunächst die Auffassung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei Turbellarien und Anneliden als Knospung anbetrifft, wie sie von vielen, wenn nicht von den meisten Autoren angesehen und bezeichnet wird, so wurde versucht, alle diese Vorgänge, auch die der „lateralen- und ventroterminalen Knospung“ auf Theilung zurückzuführen (p. 605, 614, 617 u. 623). Wenn rasch nach einander neue Inviduen erzeugt werden und diese aus wenig differenzirtem oder schliesslich ganz indifferentem Material hervorgehen, so verwischt sich das Bild der Theilung und geht mehr in dasjenige einer Knospung über. Wenn man will, kann man also hier, und zwar vor allen Dingen bei dem extremen Verhalten gewisser Oligochäten, besonders aber der Syllideen, von einem Uebergang der Theilung zur Knospung sprechen und sie am Ende auch als „axiale und laterale Knospung“ bezeichnen. Nur muss man sich dann bewusst bleiben, dass von der Architomie einiger Limicolen (Lumbriculus) zu den paratomischen Vorgängen anderer Limicolen und der Polychäten, sowie zu deren sog. Knospungserscheinungen alle Uebergänge zu verfolgen sind. Entsprechend verhalten sich die Turbellarien, nur dass bei ihnen der Weg von der Architomie bis zu den Extremen der Paratomie kein so weiter ist, indem diese hier keine so starke Modification wie bei den Anneliden erfährt.

Bleiben die durch Theilung entstandenen Individuen mit einander verbunden, wie es bei den Ketten der Rhabdocölen, Limicolen und Syllideen der Fall ist, so liegt der Vergleich mit der Strobila der Scyphozoen gewiss nahe. Beim Scyphistoma handelt es sich um ein mit dem aboralen Pol festsitzenden Thier, durch dessen wiederholte Theilung eine Reihe von Individuen entsteht, deren freies Ende wie beim Stammthier der orale Pol ist; mit dem aberalen Pol sind sie wie dieses (bis zu ihrer Ablösung) festgeheftet. Wenn die ebenfalls aus einer grösseren oder geringeren Zahl von Individuen bestehende Kette der Würmer nicht einfach zerfällt und ihre Theilstücke sich dann ähnlich verhalten (Rhabdocölen, Limicolen), sondern von einem Stammthier eine Reihe hinter einander liegender, mehr oder weniger entwickelter Zoide ausgeht (Limicolen, Syllideen), dann ist deren Afterende das freie Ende, und entsprechend ihrer Entstehung durch Theilung sind sie durch den Mundpol mit dem vorhergehenden oder dem Stammthier verbunden (Fig. 425, 430 u. 439, p. 587, 604 u. 613). Denkt man sich die Kette festgeheftet, was nach dem Muster sedentärer Anneliden und so wie bei den Cölenteraten gewiss nur mit dem aboralen Pol geschehen könnte, so bildet das Stammthier nicht wie bei der Cölenteraten-Strobila (Scyphomedusen, Anthozoen) das untere festsitzende, sondern vielmehr das obere, freie Ende der Kette. Insofern man bei den Würmern, abgesehen von den Cestoden, auch von Stockbildung gesprochen hat, so vor Allem bei der Syllis ramosa, erscheint jenes Verhalten nicht ohne Bedeutung, zumal bei den seitliche oder ventrale „Knospen“ bildenden Anneliden die Orientirung der auf diese Weise neu entstehenden Individuen die gleiche bleibt.

Im Allgemeinen kann bei den Würmern von einer Stockbildung kaum die Rede sein, indem die durch Theilung aus einander ent-

stehenden Individuen sich schon sehr bald von einander trennen, wenn sie einigermassen die für ein selbständiges Leben nöthige Ausbildung erlangt haben (Paratomie), oder wenn dies eigentlich kaum der Fall ist und sie noch sehr wichtige Theile neu zu bilden haben (Architomie). Auch von den Ketten der Turbellarien und Anneliden lösen sich die Zoide einzeln oder gruppenweise ab, wenn sie die dafür erforderliche Organisationshöhe erreichten. Häufig ist in der Kette überhaupt kein Stammthier zu unterscheiden, sondern sie setzt sich aus gleichartigen Individuen, bezw. aus solchen zusammen, die hinsichtlich ihres Alters und ihrer Entstehungsweise ein bestimmtes Verhältniss zu einander haben (Fig. 425, 430—432, p. 587 u. 604). Dann pflegt auch die Trennung von der Kette und deren Auflösung dementsprechend zu erfolgen (Rhabdocölen, Limicolen, Syllideen).

Auch bei der am ehesten unter dem Bild einer Knospung verlaufenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung einiger Syllideen („laterale und ventroterminale Knospung") erfolgt die Ablösung der neu gebildeten, seitlich oder ventral dem Körper anhängenden Individuen, ganz ähnlich wie bei den in axialer Reihe liegenden Zoiden anderer Anneliden, schon sehr bald und von einem bleibenden Zusammenhang als „Stock" ist bei ihnen nicht die Rede. Abweichend verhält sich in dieser Hinsicht nur Syllis ramosa mit ihren Seitenzweigen (Fig. 444), aber, wie oben gezeigt wurde, lassen sich diese nicht ohne weiteres mit wirklichen Individuen vergleichen. Wenn solche gebildet werden, ist ihre Orientirung die gleiche, wie sonst bei der Theilung, d. h. sie sind mit dem Kopf gegen den Stamm gerichtet (Fig. 445), wie dies ausserdem der Orientirung der Seitenzweige selbst entspricht. Auch bei diesen ist das freie Ende das aborale, und die Ablösung der Zoide erfolgt, wie bei den Ketten der Rhabdocölen, Limicolen und Syllideen am Kopfende. Dies verhält sich also anders wie bei den Stöcken der Hydroiden, Anthozoen, Bryozoen u. s. f. und es liegt in dieser umgekehrten Orientirung begründet, dass die mit dem Stock verbundenen kleineren Seitenzweige nicht die Individualisirung erlangen, wie sie den Einzelthieren an den Stöcken jener anderer Thierformen zukommt (p. 538, 566, 639 u. 663). Als ein diesen entsprechender Stock kann derjenige von Syllis ramosa mit seinen freien Anal- (anstatt Oral-)Enden in Folge dessen nicht angesehen werden. Die vielleicht immerhin auch bei den Anneliden bestehende Möglichkeit zur Bildung eines solches echten Stockes wurde bereits früher angedeutet (p. 620).

Mit der Frage nach der Theilung, Knospung und Stockbildung steht diejenige nach dem Vorhandensein eines Generationswechsels im engen Zusammenhang, die daher auch schon einige Male berührt werden musste (p. 588, 599, 602, 607 ff.). Schliesslich kann man schon dann, wenn ein Thier sich durch Theilung vermehrt und die dadurch entstandenen Individuen geschlechtsreif werden, von einem Generationswechsel sprechen, denn die Individualität des sich theilenden Thieres geht verloren; aus ihm ist die Geschlechtsgeneration hervorgegangen, die auf jene ungeschlechtliche folgte. Bei der Bildung von Ketten morphologisch gleichartiger Individuen (Rhabdocölen, Limicolen) wiederholt sich die Theilung mehrfach; die Zahl der auf einander folgenden ungeschlechtlichen Generationen wird also grösser. Sie kann, ob mit oder ohne Kettenbildung, eine sehr beträchtliche werden, denn bei manchen dieser Würmer, sowohl bei den Rhabdocölen, wie ganz be-

sonders auch bei den Limicolen (Lumbriculus, Chaetogaster, Aeolosoma u. A.), konnte durch lange Zeiträume hindurch nur das Auftreten ungeschlechtlicher Individuen festgestellt werden und die schliesslich zum Vorschein kommende Geschlechtsgeneration tritt gegenüber jenen ausserordentlich zurück. Dies sind also ähnliche Verhältnisse, wie man sie von den auf parthenogenetischem Wege sich fortpflanzenden Thieren (Rotatorien, Phyllopoden, Aphiden u. s. w.) kennt und wie bei deren Heterogonie hat man auch hier von einem Generationswechsel (Metagenesis) gesprochen.

Insofern dieser Generationswechsel mit einer morphologischen Differenzirung der auf geschlechtlichem und ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Individuen nicht verbunden ist, tritt er weniger hervor, als es sonst wohl der Fall zu sein pflegt. Sämmtliche Individuen einer Kette können die geschlechtliche Ausbildung erlangen, und es ist dann also weder in morphologischer, noch in generativer Hinsicht ein Unterschied an ihnen wahrzunehmen. Es kann weder von einem Stammthier, noch von Zoiden gesprochen werden, die von diesem aus gebildet werden. Dies ändert sich jedoch bei den sicher weniger ursprünglichen Verhältnissen der Syllideen. Bei ihnen lösen sich morphologisch und generativ differenzirte Individuen (Zoide) von dem für gewöhnlich ungeschlechtlich bleibenden Stammthier ab (Fig. 439 u. 440). Da es sich hierbei also nicht allein um die Aufeinanderfolge geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generationen handelt, sondern auch eigene Geschlechtsthiere hervorgebracht werden, die sich ähnlich wie bei der Metagenese der Hydrozoen durch eine für ihre Function besonders geeignete Organisation auszeichnen, so ist diese Form des Generationswechsels mehr in die Augen fallend. Dies gilt bereits für die kürzeren und längeren Ketten der Syllideen, bei welchen letzteren durch das Auftreten zahlreicher, wenig entwickelter Zoide oder der ganz unentwickelten Anlagen der in Entstehung begriffenen Individuen jener Eindruck noch verstärkt wird. In noch höherem Masse ist dies jedoch der Fall bei denjenigen Formen, an deren Körper die Zoide nicht hinter, sondern neben einander liegend als knospenartige Erhebungen auftreten (Fig. 443 u. 447). Wenn dann, wie bei Syllis ramosa, eine bleibende Verzweigung und somit eine Art von „Stockbildung" hinzukommt (Fig. 444), so wird der Unterschied der von dem festsitzenden, d. h. an den Ort gebannten, Stammthier sich loslösenden, freischwimmenden Geschlechtsthiere noch weit grösser und der Generationswechsel immer augenscheinlicher.

Auf Grund der für die einzelnen Abtheilungen der Würmer gegebenen Darstellung sprechen wir von einem Generationswechsel, und bei der hier vertretenen Auffassung dürfte sich dagegen kaum viel einwenden lassen. Freilich hat man den Generationswechsel der Syllideen als solchen nicht gelten lassen wollen, indem man sich auf die gelegentlich (bei Autolytus, Proceraea) eintretende Fähigkeit des Stammthieres zur Hervorbringung von Geschlechtsproducten, sowie darauf stützte, dass die Zoide keine vollwerthigen Individuen seien. Das Stammthier mache mit Erlangung seiner Fähigkeit zur Production von Keimzellen gewisse morphologische Aenderungen durch, die es selbst als Geschlechtsthier erscheinen lassen, und die Zoide wären nur als besonders differenzirte, mit Geschlechtsproducten stark beladene Körperpartien anzusehen, die eine gewisse Selbstständigkeit erlangen. Sie würden im Ganzen nicht

viel höher einzuschätzen sein, als die „Schwimmknospen“ gewisser Syllideen oder die abgelösten Körperstrecken des Palolo. Damit käme man ungefähr auf die Herleitung dieser Vorgänge von den Erscheinungen der Epitokie und was mit ihnen zusammenhängt. Von diesen und ihren Beziehungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung musste bereits früher (p. 607 ff.) gesprochen werden, und es sei hier nur noch hervorgehoben, dass wir uns dieser Gruppirung der betreffenden Erscheinungen nicht anzuschliessen vermögen und die mit einem, unter Umständen sogar recht hoch organisirten Kopf ausgerüsteten Zoide (Fig. 441, p. 616) für vollwerthige Individuen ansehen. Zeigt der Kopf einfachere Organisationsverhältnisse, so kann dies ebensowohl auf eine Rückbildung, wie auf beginnende Differenzirung zurückzuführen sein. Das erstere Verhalten dürfte im vorliegenden Falle insofern den höheren Grad von Wahrscheinlichkeit für sich haben, als Theilungsvorgänge bei den Anneliden im Allgemeinen und bei der hier in Frage kommenden Gruppe im Besonderen ziemlich verbreitet sind.

Einen echten Generationswechsel (Metagenesis) pflegt man bekanntlich auch den Cestoden, d. h. denjenigen Bandwürmern zuzuschreiben, deren Cysticercen mehr als einen Scolex hervorbringen (p. 594). Wenn diese Erscheinung innerhalb des Wurmtypus mehrmals auftritt, liegt es nahe, sie bei den betreffenden Formen in Vergleich zu setzen. Das ist aber insofern nicht ganz einfach, als die Cestoden hinsichtlich der für die Scolexbildung geltenden Auffassung aus der Reihe fallen. Die Entstehung der Scoleces wird bei den Cysticercen, an welchen sie in mehrfacher Anzahl auftreten, als Knospung aufgefasst (Fig. 426—428, p. 596). Ihre Orientirung ist die umgekehrte, wie die des ursprünglich vorhandenen Scolex. Das sind also ganz andere Verhältnisse als bei den übrigen, sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzenden Plathelminthen (Turbellarien) und Anneliden. Die durch Theilung oder „Knospung“ neu entstehenden Individuen zeigen sowohl bei den Turbellarien, wie bei den Anneliden die gleiche Orientirung wie das Ausgangsthier (Fig. 425, p. 587 und Fig. 438, p. 613). Das verhindert gerade die Stockbildung im Sinne anderer Thierformen (Cölenteraten, Bryozoen etc.), während ein mehrfach knospender Cysticercus mit zahlreichen (nach aussen gerichteten) Scoleces dieser Anforderung entsprechen würde, d. h. er hat wie jene Thierstöcke freie Kopfenden und nicht wie der Syllis-Stock freie Schwanzenden aufzuweisen. Dass er nur einem vorübergehenden Zustand, d. h. keiner wirklichen, dauernden Stockbildung entspricht, kommt hierbei weiter nicht in Betracht.

Es ist auffällig und von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, dass sich die Cestoden so verschiedenartig gegenüber den anderen Plathelminthen verhalten sollten, während diese ihrerseits wieder mit den (von ihnen so weit entfernten) Anneliden übereinstimmen, und doch muss man sich zunächst den Tatsachen fügen. Dementsprechend musste auch die Darstellung der speciellen Verhältnisse (p. 594 ff.) gegeben werden. Eine wesentliche Aenderung würde diese erfahren, wenn dem Bandwurmkörper mit Recht eine andere Orientirung zukäme, wie dies behauptet worden ist (vgl. p. 594). Entspräche der Scolex thatsächlich dem Hinterende, so würde es sich also bei jenen Cysticercen mit mehrfachen Scoleces wie bei den „knospenden“ Anneliden um die Bildung freier Schwanz-

enden handeln; die Orientirung der neu entstehenden Individuen wäre die gleiche wie die des Stammthieres, denn der erste (oder einzige) wie die folgenden Scoleces wachsen als Hinterenden von der Blase aus. Damit wäre also gleichzeitig die Schwierigkeit der verschiedenartigen Entstehung des ersten (bezw. einzigen) und der übrigen Scoleces behoben. Wir haben diese Auffassung, welche gewiss manches für sich hat, unserer Darstellung nicht zu Grunde gelegt, weil sie einer weiteren entwicklungsgeschichtlichen Begründung bedarf und weil sie hinsichtlich des ferneren Verhaltens des Scolex, d. h. seines Ueberganges in die Proglottidenkette, wieder einen geringeren Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt. Die Annahme der Ablösung von nicht individualisirten Körpertheilen am Vorderende und des damit verbundenen Verlustes des Kopfes dürfte grössere Schwierigkeit bereiten, als diejenige des Abstossens solcher besonders differenzirter Partien am Hinterende (Proglottidenbildung), wie der Vorgang jetzt gewöhnlich und so auch in unserer Darstellung aufgefasst wird (p. 591). Bei jener anderen Orientirung der Bandwurmkette würde dieser Vorgang übrigens eine grössere Aehnlichkeit mit der Strobilation der Scyphomedusen erlangen und der Charakter der Kette als Thierstock gewänne dadurch an Wahrscheinlichkeit. Wir vermögen uns dieser Auffassung aus den dort (p. 592) dargelegten Gründen nicht anzuschliessen, sondern betrachten die Bandwurmkette als Individuum, an welchem einzelne Körperpartien eine weitgehende Differenzirung erlangen, die es ihnen ermöglicht, sich abzulösen und sogar eine Zeit lang frei zu leben. Eine Analogie hierzu fanden wir in den ebenfalls zur Ablösung kommenden „Schwimmknospen" oder sonstigen epitoken Körperstrecken gewisser Anneliden (p. 609).

IV. Echinodermen.

Bei einer Anzahl Echinodermen kommt ungeschlechtliche Fortpflanzung (durch Theilung) vor, doch ist sie nicht sehr verbreitet; dagegen spielt bei ihnen der Ersatz verloren gegangener Theile eine wichtige Rolle und führt leicht dazu, dass grössere oder kleinere vom Körper spontan oder unfreiwillig abgelöste Theile sich zu einem vollständigen Thier ergänzen, wodurch dann der Effect einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung erzielt wird. Das bekannteste Beispiel hierfür bildet die Abschnürung der Seesternarme, besonders von Linckia, welche nach erfolgtem Wundverschluss und der Neubildung der Arme durch die Kometenform zur Erzeugung eines vollständigen Individuums führt (Fig. 448 u. 449). Freiwillige Zertheilungen des Körpers oder solche, die auf gewisse äussere Reize hin erfolgten, und im einen wie im anderen Falle eine Vervollständigung des Körpers zur Folge haben, kommen bei Asteriden, Ophiuriden und Holothurien vor.

Stets handelt es sich bei den betreffenden Theilungsvorgängen um eine Architomie und niemals wird die Theilung durch Anlage der neu zu bildenden Körperpartien vorbereitet. Einigen Arten von **Asteriden** (Asterias tenuispina, A. acutispina, A. atlantica u. a., sowie Arten von Asterina, Stichaster und Cribrella) kommt die Fähigkeit zu, dass sich die Scheibe mitten durchtheilen kann. Sechs- und achtarmige Individuen zerfallen bei diesem

Vorgang in zwei-, drei- oder vierarmige Exemplare und die letzteren können sich sogar weiter in zwei zweiarmige Individuen theilen. Die Wundränder schliessen sich nach geschehener Durchtrennung zusammen, die Körperdecke wird neu gebildet, und zwar scheint die

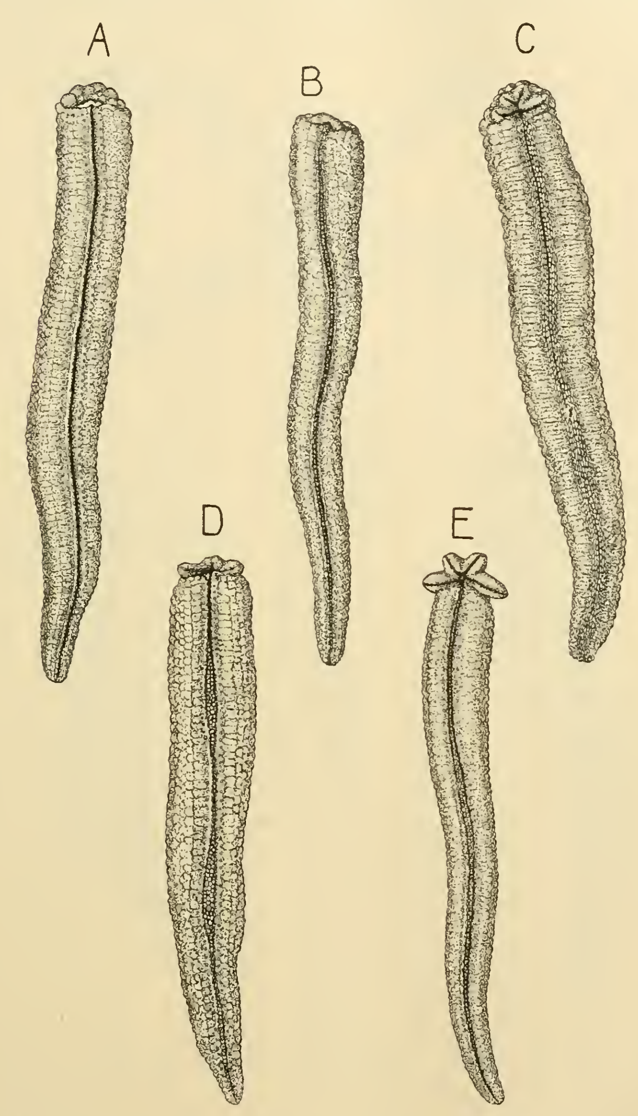


Fig. 448. Abgelöste Arme von Linckia multifora (*A B D E*) und L. Guildingii (*C*) in verschiedenen Stadien der Neubildung der Scheibe und der vier Arme. (Aus A. BRAUER's Seychellenmaterial nach Originalen von C. RICHTERS.)

Neubildung, wie auch bei den anderen in Frage kommenden Organen von diesen selbst oder den betreffenden Körperschichten auszugehen. So wird bei den Seesternen der Magen durchgeschnürt und dasselbe muss mit dem Ambulacral-, Blutgefäss- und Nervensystem geschehen.

Die fehlenden Arme treten als kleine stummelförmige Erhebungen in mehr oder weniger symmetrischer Anordnung auf, um sich allmählich zu vergrössern, wodurch dann schliesslich die Symmetrieverhältnisse des Seesterns wieder hergestellt werden (Kowalevsky, Greeff, Perrier, Martens, Cuénot, Frédéricq, Ludwig, King).

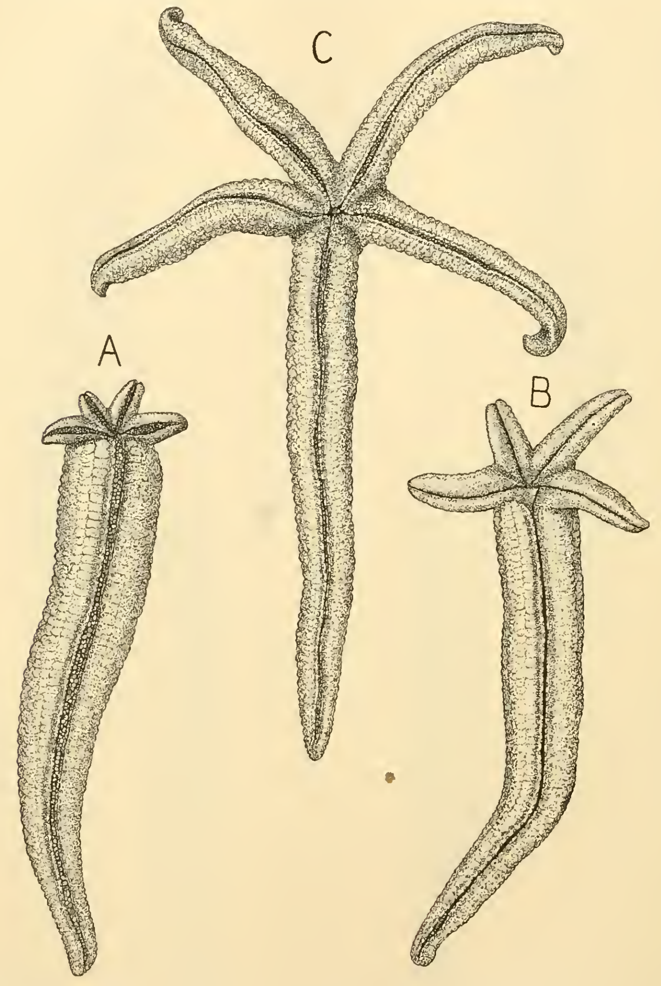


Fig. 449. Spätere Stadien der Scheiben- und Armneubildung bei Linckia multifora. (Aus A. Brauer's Seychellenmaterial nach Originalen von C. Richters.)

Bei dem genannten Theilungsact werden zwei, oder indem diese sich abermals theilen, mehr neue Individuen gebildet. Findet aber, wie es anscheinend geschehen kann, eine spontane Ablösung von Armen statt und erfolgt an ihnen die schon erwähnte Wiederherstellung der fehlenden Theile, so könnte naturgemäss die Zahl der neu gebildeten Individuen eine grössere sein. Bei den einzeln abgelösten Armen ist die Neubildung eine sehr weit gehende, indem die ganze Scheibe mit den zugehörigen inneren Organen und den fehlenden Armen

ersetzt werden muss (Fig. 448 u. 449). Besondere, etwa den „Bruchgelenken" der Arthropoden-Extremitäten entsprechende Vorrichtungen scheinen nicht vorhanden zu sein. So können die Arme der Seesterne ebenso wie diejenigen der Schlangen- und Haarsterne in verschiedener Entfernung von der Scheibe abbrechen und doch regenerationsfähig sein. Allerdings ist es durch den Bau der Arme und gewisse mechanische Verhältnisse bedingt, dass die Ablösung bei einzelnen Arten an ziemlich bestimmten Stellen erfolgt, bei Asterias vulgaris z. B. zwischen dem 4. und 5., bei Brisinga coronata zwischen dem 2. und 3. Armwirbel, also dicht an der Scheibe (Haeckel, Sarasin, Hirota, Kellogg, Monks u. A.).

Die als Schizogonie bezeichnete Fortpflanzung findet sich in ähnlicher Weise bei den **Ophiuriden** und ist am genauesten von Ophiactis virens (durch Simroth und schon vor ihm durch Steenstrup, Sars und Lütken) bekannt geworden. Bei diesem Schlangenstern kann sie in jedem Lebensalter stattfinden und pflegt sich auf die Weise zu vollziehen, dass das sechsarmige Thier in Folge der an der Scheibe erfolgenden Durchtheilung in zwei dreiarmige Individuen zerfällt. Dabei ist die Theilungsebene nicht vorbestimmt und regelmässig gelagert, sondern variirt einigermassen, so dass der Umfang beider Theilstücke verschieden ausfällt. Dementsprechend ist auch das Verhalten der in Mitleidenschaft gezogenen Organe ein verschiedenartiges. Ihr Ersatz und die Ergänzung der fehlenden Körpertheile dürfte sich im Ganzen so vollziehen, wie dies bereits vorher für die Seesterne angedeutet wurde. Die durch Theilung der fünf- und sechsarmigen Schlangensterne entstandenen zwei- und dreiarmigen Individuen bringen die fehlenden Arme allmählich wieder zur Ausbildung und ergänzen sich zu vier- und sechsarmigen Sternen (Lütken, Simroth, Dawydoff, Zeleny).

Die spontane und wohl auch auf äussere Reizung hin erfolgende Theilung kommt noch bei anderen Ophiuriden, so bei verschiedenen Arten der Gattung Ophiactis, bei Ophiothela, Ophiolepis und Ophiocoma vor, wie auch das Abwerfen der Arme und deren Neubildung eine von den Schlangensternen bekannte Erscheinung ist. Auf die sich hierbei vollziehenden Regenerationsvorgänge soll hier ebenso wenig eingegangen werden, wie auf die experimentellen Untersuchungen, welche sich unter verschiedenen Gesichtspunkten mit der Regeneration verloren gegangener Theile, besonders der Arme, am Körper der See- und Schlangensterne beschäftigten (Hirota, Dawydoff, King, Monks, Kellogg, Zeleny); es wird dazu im Capitel Regeneration noch Gelegenheit sein.

In ausgedehntem Masse besitzen die **Crinoiden** die Fähigkeit, die abgebrochenen Arme und recht beträchtliche Partien der Scheibe wieder neu zu bilden, wie besonders Przibram's erfolgreiche Versuche, aber auch die Beobachtungen früherer Autoren zeigten. Regenerationsfähig sind ebenfalls die **Echiniden**, wenn auch bei ihnen, entsprechend ihrer dafür weniger geeigneten Körpergestalt, das Regenerationsvermögen in weit geringerem Grade ausgebildet zu sein scheint. Aus beiden Abtheilungen (Haarsternen und Seeigeln) sind uns dagegen Fälle von ungeschlechtlicher Fortpflanzung nicht bekannt geworden, während bei den Holothurien gewisse Erscheinungen in dieser Weise gedeutet werden können.

Von den **Holothurien** ist es schon lange bekannt, dass bei manchen von ihnen (Cucumaria, Synapta) eine quere Durch-

theilung des Körpers möglich ist und die Theilstücke zu vollständigen Individuen werden können. Da derartige Beobachtungen naturgemäss an Thieren gemacht worden sind, die in Gefangenschaft gehalten wurden, so hat man die Erscheinung des Zerschnürens in Theilstücke auf diese zurückgeführt und sie als ein vielleicht mehr pathologisches Verhalten angesehen, jedoch spricht die Fähigkeit, ein neues, vollständiges Thier zu liefern, wohl weniger für diese Annahme. Es mag sein, dass äussere Reize, wie sie mit dem Leben im Aquarium verbunden sind, jene Erscheinung auslösen, doch ist anzunehmen, dass ähnliche Reize in der freien Natur zu entsprechenden Wirkungen führen.

Allbekannt ist die sonderbare Eigenthümlichkeit der Seewalzen, den vorn in der Nähe des Ambulacralringes abgerissenen Darmkanal durch den After ausstossen und ihn wie auch andere Organe (Tentakel, Kalkring, Geschlechtsorgane) neu bilden zu können (Semper, Noll). Aber, wie gesagt, vermag sich auch der ganze Körper durchzuschnüren; so treten bei Synapta in Folge äusserer Reize Einschnürungen am Körper auf, die zu dessen Zerfall in Theilstücke führen. Von diesen soll (nach den von Baur angestellten Beobachtungen) nur das Kopfstück in der Lage sein, sich zu einem vollständigen Thier zu ergänzen, während bei Cucumaria die Verhältnisse anders liegen. Cucumaria lactea kann nach den bereits von Dalyell (1840) gemachten Wahrnehmungen ohne ersichtlichen äusseren Anlass in zwei Theilstücke von ungefähr gleicher Grösse zerfallen, die einer abermaligen Theilung fähig sind und zu vollständigen Holothurien heranwachsen. Denselben Vorgang beobachtete später Chadwick bei mehreren Exemplaren von C. planci, und Monticelli konnte ebenfalls für dieselbe Art feststellen, dass ein solches Thier durch Autotomie in zwei oder drei Theilstücke zerfällt, welche vollstandige Individuen liefern. Die Theilungen können sich auch hier mehrmals nach einander wiederholen oder auf experimentellem Wege mehrfach herbeigeführt werden bis eine gewisse Erschöpfung den weiteren Fortgang der Theilung verhindert.

Wie man sieht und wie schon vorher erwähnt wurde, geht der auf irgend welche Reize hin erfolgte Zerfall des Körpers und die Ergänzung der Theilstücke so zu sagen unmerklich in eine Fortpflanzung über in ähnlicher Weise etwa, wie es bei den Turbellarien und Anneliden der Fall ist, und man kann zweifelhaft sein, ob man es bei dieser Architomie der Echinodermen nur mit einem sehr weit gehenden Regenerationsvermögen oder mit einer wirklichen ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu thun hat. Jedenfalls liegt auch hier einer derjenigen Fälle vor, in denen beide Erscheinungen in einander übergehen.

V. Bryozoen.

(Bryozoa ectoprocta und endoprocta.)

Für die hier anzustellenden Betrachtungen empfiehlt es sich, trotz mannigfacher Verschiedenheit in der Organisation und Entwicklung, die Bryozoa ectoprocta mit den Endoprocten zusammenzufassen, da die bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beider Gruppen sich abspielenden Vorgänge ohne Weiteres in Vergleich zu setzen sind. Bei den Bryozoen als ausgesprochen stockbildenden Thieren muss die ungeschlechtliche

Fortpflanzung naturgemäss eine wichtige Rolle spielen; in der That ist sie ihnen allen eigenthümlich und findet sich auch bei denjenigen Formen, welche wie Loxosoma als Einzelthiere leben. Dementsprechend pflegt die ungeschlechtliche Fortpflanzung bereits sehr frühzeitig zu beginnen, und man hat sich sogar die Frage vorgelegt, ob nicht die Entwicklung des ersten Polypids aus der Larve schon als Knospung anzusehen ist. Jedenfalls kann diese aber bereits in der Larvenperiode ihren Anfang nehmen.

Die bei der Knospung sich abspielenden Entwicklungsvorgänge lassen sich übrigens nicht immer mit denen der Embryonalentwicklung in Einklang bringen; sie liegen zum Theil nicht besonders klar und haben daher eine ziemlich verschiedene Beurtheilung erfahren. Vielleicht ist es in den verhältnissmässig hohen Organisationsverhältnissen der Bryozoen begründet, dass diese später auftretenden Neubildungsvorgänge gewisse Abänderungen erleiden mussten.

1. Auftreten und Ausbildung neuer Individuen am Stock.

Zwar ist in den verschiedenen Abtheilungen der Bryozoen eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung hinsichtlich der Knospenbildung nicht zu verkennen, und sogar die Endoprocten machen davon keine Ausnahme, aber gewisse Abweichungen im Verlauf dieser Bildungsvorgänge sind dennoch vorhanden und lassen eine getrennte Behandlung der Hauptgruppen wünschenswerth erscheinen. Eine dieser Verschiedenheiten besteht darin, dass die Anlage des Polypids derjenigen des Cystids vorangehen oder folgen kann. Ersteres pflegt bei den Phylactolämen, letzteres bei den Gymnolämen der Fall zu sein. Wenn man auch diesem besonders von Nitsche betonten Unterschied zweier Knospungstypen der Ectoprocten später nicht mehr diese weitgehende Bedeutung zuerkannte (Seeliger), so empfiehlt es sich dennoch, sie bei der Darstellung aus einander zu halten. Wir lassen die vor Allem durch die eingehenden Untersuchungen von Braem und Davenport in sehr klarer Weise erläuterte Knospung der Phylactolämen vorausgehen, indem wir gleichzeitig auf die bereits früher im Anschluss an die Embryonalentwicklung gemachten Darlegungen, so wie auf die dort mitgetheilte Litteratur verweisen (Spec. Theil, p. 1215—1220 und 1261—1263).

A. Phylactolämen.

Die Bildung der Knospen geht, wie bei den Bryozoen überhaupt, von der Körperwand aus, erfolgt aber nicht an beliebigen, sondern an bestimmten Stellen des Stockes, und zwar in Verbindung mit einer schon vorhandenen Polypidanlage. Wenn in besonderen Fällen, wie beim Auftreten des zweiten Polypids am Embryo von Plumatella (nach Davenport) oder bei der Statoblasten-Entwicklung von Cristatella (nach Braem), die neuen Polypidknospen unabhängig von älteren sich finden, so handelt es sich dabei um Ausnahmen, auf welche dann sofort wieder die unmittelbare, von bereits vorhandenen Polypidanlagen ausgehende Bildung neuer Knospen folgt oder es fand eine sehr frühe Emancipation und Loslösung der Anlage von dem älteren Polypid statt, wodurch sie diesem gegenüber eine gewisse Selbstständigkeit gewann.

Für gewöhnlich tritt die neue Knospe als kleine knopfförmige Verdickung an der Oralseite des Halstheils einer älteren Polypidanlage auf (Fig. 450 *I B*). Die letztere ist selbst in der Entwicklung noch weit zurück und geht also bereits sehr frühzeitig zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung über. Sie besteht im Wesentlichen erst aus zwei Zellschichten, und dies gilt ebenso für die jüngere Knospe, bei welcher dieses Verhalten mit fortschreitendem Wachsthum noch klarer hervortritt. Die jüngere Knospe erscheint jetzt als eine Ausstülpung der älteren, indem deren Höhlung sich als schmaler Spalt in diejenige der neuen Polypidanlage fortsetzt (Fig. 450 *II B* u. Fig. 452 *II B*).

Auf die geschilderte Weise kommen die sehr characteristischen „Doppelknospen" (Nitsche, Braem) zu Stande, durch welche der Zusammenhang neu knospender Individuen mit den älteren besonders deutlich erläutert wird (Fig. 455 und 466). Die neu entstehenden Individuen verhalten sich dann entsprechend wie diejenigen, aus denen sie selbst hervorgingen, d. h. auch sie bringen an ihrem Halsabschnitt wieder neue Knospen hervor (Fig. 450 *III*, *IV*, *B*, *C* u. Fig. 452).

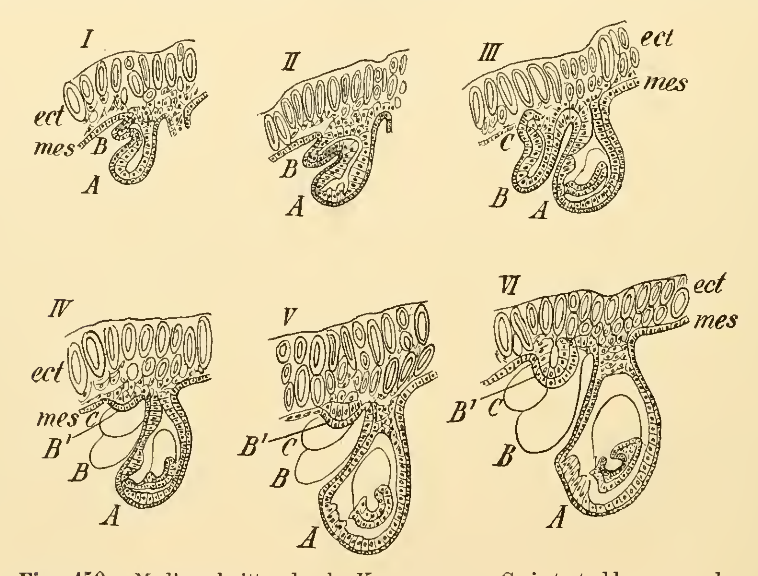


Fig. 450. Medianschnitte durch Knospen von Cristatella mucedo. (Nach F. Braem, 1890.)

I und *II* Knospe (*A*) mit Tochterknospe (*B*), *III* Hauptknospe (*A*) mit Tochter- (*B*) und Enkelknospe (*C*), *IV—VI* Grösserwerden der Knospen und Bildung einer zweiten Tochterknospe (*B'*) an der Hauptknospe. *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm der Körperwand (des Cystids)

Mit der Ausbildung einer Tochterknospe pflegt übrigens die Bildungsfähigkeit des Polypids noch nicht erschöpft zu sein, sondern ihr folgt dann, wenn die erste Knospe schon grösser geworden ist und ihrerseits wieder eine Knospe gebildet hat (Fig. 450 *II*, *III*, *IV*, *B* u. *C*), eine zweite ebenfalls von der Oralseite des Halsteils ausgehende Knospe (Fig. 450 *IV—VI*, *B'*). Diese erscheint zunächst in ihrer Entstehungsweise insofern etwas abweichend, als sie mehr an der Cystidwand und nicht ganz direct am Polypid liegt. Der Character als Doppelknospe kommt also hier weniger zum Ausdruck, und man hätte also einen der

Fälle vor sich, in welchem die Knospen unabhängig von einem Polypid an der Körperwand entstehen. Jedoch ist die Abweichung eine nur scheinbare, jedenfalls durch die vorhergehende Knospenausbildung hervorgerufene; in Wirklichkeit sind Bildungsstelle und Bildungsmaterial für die Knospen ungefähr im Ganzen die gleichen wie vorher; die untere hat nur eine geringe Verschiebung erfahren, doch steht ihr Bildungsherd mit dem wucherungsfähigen Gewebe des Halstheils der älteren Polypidanlage in directem Zusammenhang (Fig. 450 *IV* u. *V*), wodurch ihre Zugehörigkeit zu dieser von selbst erwiesen wird.

In besonderen Fällen kann nach der zweiten noch eine dritte Tochterknospe von demselben Polypid hervorgebracht werden, ja unter Umständen scheint das vorhandene Bildungsmaterial noch zur Erzeugung weiterer Tochterknospen auszureichen. Die Zahl der von ein und demselben Polypid erzeugten Individuen ist also keine fest bestimmte. In der Jugend werden mehr Individuen hervorgebracht, während die Fähigkeit hierzu im Alter sogar unter die sonst gewöhnliche Zweizahl herabgehen kann (Braem).

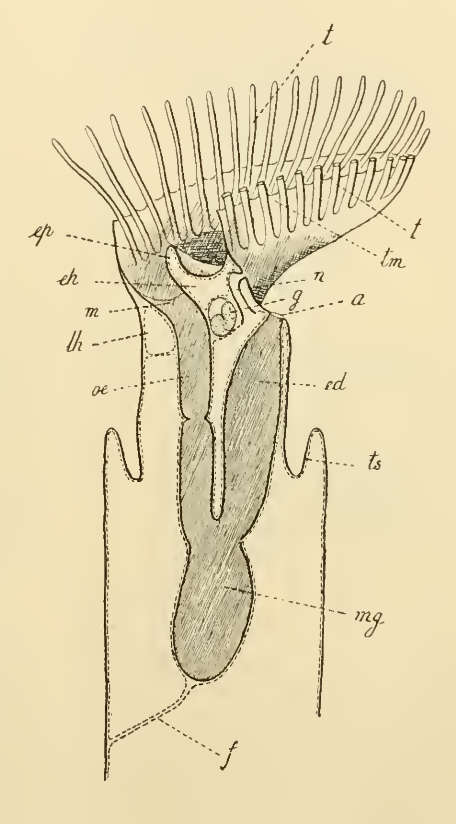


Fig. 451. Schematische Darstellung eines Phylactolämen - Individuums. (Im Anschluss an Cori, 1891.)
a After, *ed* Enddarm, *eh* Epistomhöhle, *ep* Epistom, *f* Funiculus, *g* Ganglion, *lh* Lophophorhöhle (Ringkanal), *m* Mund, *mg* Magen, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *t* Tentakel, *tm* Teutakularmembran, *ts* Tentakelscheide.

Indem jedes neu entstehende Individuum direct auf ein anderes zurückzuführen ist und für dieses wieder das Gleiche gilt, lassen sich alle Individuen des Stocks schliesslich in mehr oder weniger directer Reihenfolge auf das erste, aus dem Embryo, bezw. aus der Larve hervorgegangene Polypid zurück leiten. Jedes der neu gebildeten Individuen kann dann in der angegebenen Weise zur Bildung neuer Individuen und zur Ausbildung des Stockes beitragen. Dass der Anfang hierzu bereits auf sehr früher Ausbildungsstufe gemacht wird, wurde bereits hervorgehoben. Mit ihrem fortschreitenden Wachsthum hebt sich die Knospe allmählich von dem Mutterthier ab und rückt mehr von ihm weg (Fig. 450 *II—IV*), was übrigens in bestimmt geregelter, mit dem Auftreten der Knospen im Zusammenhang stehender Weise geschieht und insofern für die Anordnung der Knospen in ihrer Gesammtheit eine gewisse Gesetzmässigkeit ergiebt. Darauf wird bei Besprechung der Stockbildung noch zurück zu kommen sein.

An der Knospe hat mit ihrer Grössenzunahme die Differenzirung der einzelnen Regionen und die Ausbildung der Organe begonnen. Dass nicht die ganze Knospenanlage hierzu verwendet wird, sondern aus ihrem „Halstheil" neue Knospen gebildet werden, ging schon aus dem früher Mitgetheilten hervor (Fig. 450 u. 452). Diese Partie der Oralseite kommt also für die Ausbildung des betreffenden Individuums nicht in Betracht, da sich die letztere zunächst besonders an dem inneren Theile der (in einer der Mediane entsprechenden Ebene comprimirten) Knospe vollzieht. Zum besseren Verständniss der nachfolgenden, auf die Organentwicklung bezüglichen Ausführungen, wird hier die Abbildung Fig. 451 beigegeben, aus welcher die in Betracht kommenden Hauptzüge der Organisation ersichtlich sind.

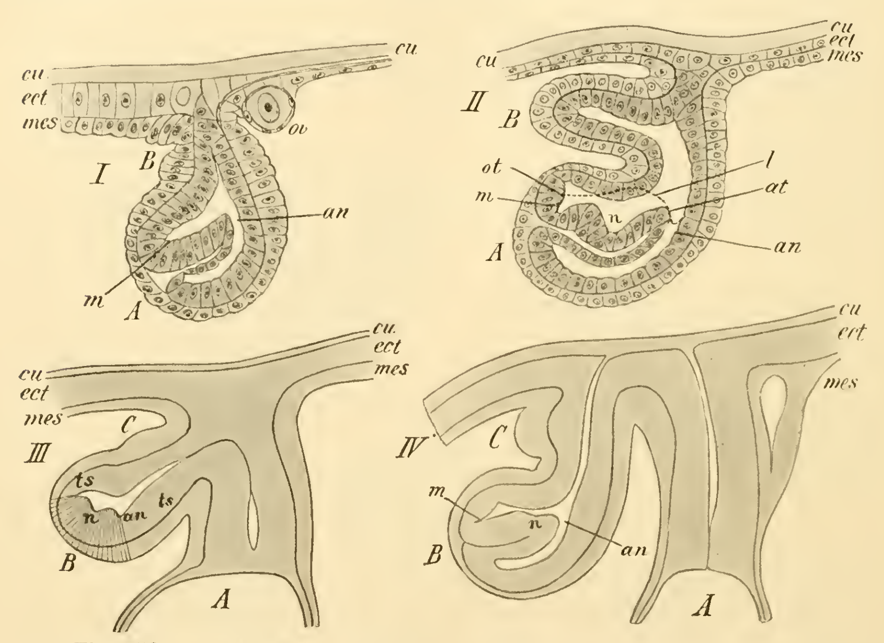


Fig. 452. *I—IV.* Medianschnitte durch Knospen von Plumatella fungosa. (Nach Braem, 1890.)

I Knospe an der Körperwand mit Andeutung der Tochterknospe (*B*), *II* letztere weiter ausgebildet und Hauptknospe (*A*) mehr entwickelt, *III* Halsteil der Hauptknospe (*A*) mit Tochterknospe (*B*) und Andeutung der Enkelknospe (*C*), *IV* letztere deutlicher *C*), die Tochterknospe (*B*) weiter entwickelt.

cu Cuticula, *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm der Körperwand.

an Stelle der Darmeinstülpung, *m* Munddarm, *n* Nervensystem, *l* Verlauf der Lophophorleiste, *at* und *ot* Stellen für die Bildung der analen und oralen Tentakeln, *ts* Tentakelscheide.

Für die weiteren Entwicklungsvorgänge ist vor Allem eine Faltung der inneren Zellanlage characteristisch, die sich zuerst in einer Art von Knickung an der Analseite (in der Figur 452 *III B* bei an) zu erkennen giebt, um dann von hier aus in der Mediane nach abwärts vorzudringen und sich dabei dem unteren Theil der Knospenhöhle ungefähr parallel zu stellen (Fig. 450 *II—IV*, nach Braem). Auf diese Weise kommt ein Blindsack zu Stande, der sich nur an der Ursprungsstelle in die primäre Knospungshöhle öffnet. Diese Stelle entspricht dem

After; aus dem Blindsack geht aber nach BRAEM's Darstellung nicht der gesammte Darm, sondern nur Magen- und Enddarm hervor, während der Vorderdarm von der ursprünglichen Knospenhöhle aus entsteht. Diese letztere wird zum Atrium und an ihrer Hinterwand markirt sich in Form eines stumpfen Winkels (bei *m* in Fig. 452 *I*) die Stelle, an welcher als trichterförmige Einsenkung später der Munddarm gebildet wird (Fig. 452 *II* u. *III*, *m*). Die Vereinigung der beiden Abschnitte des Darmkanals wird erst auf etwas älteren Stadien herbeigeführt, wenn bereits das Nervensystem zur Ausbildung ge-

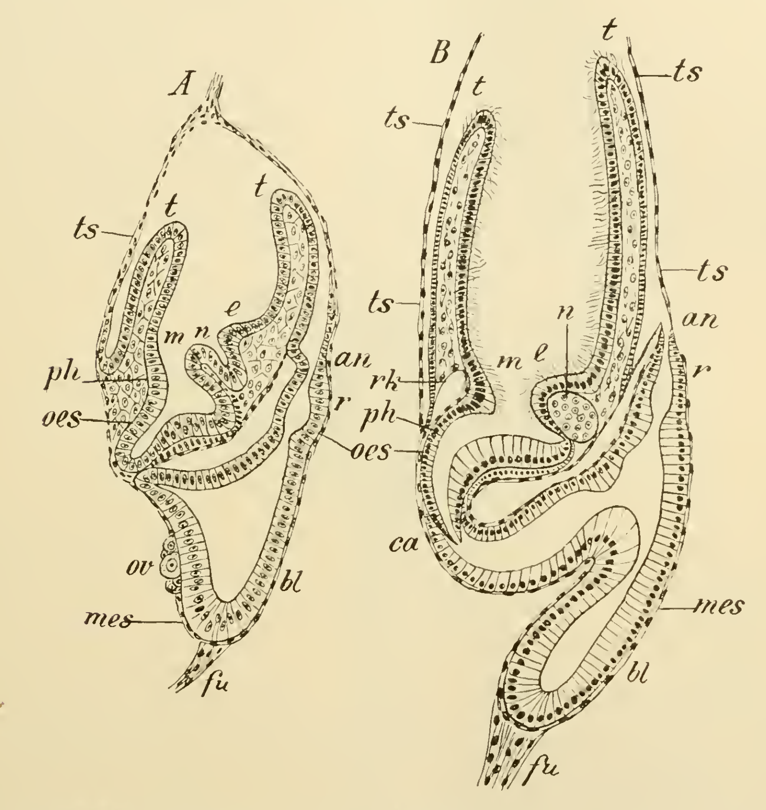


Fig. 453. Bugula Sabatieri. *A* Medianschnitt eines in Ausbildung begriffenen, *B* eines etwas älteren Polypids. (Nach CALVET, 1900.)

an After, *bl* Blinddarm, *ca* Cardialfalte, *fu* Funiculus, *l* Lophophor, *m* Mundöffnung, *mes* Mesoderm, *n* Nervensystem (Ganglion), *oes* Oesophagus, *ov* Eier, *ph* Pharynx, *r* Rectum, *rk* Ringkanal, *t* Tentakel, *ts* Tentakelscheide.

langt ist. Dieses entsteht wie die Tentakelkrone im Bereich des Atriums. Ueber der Einbuchtung des Munddarms (bei *n* in Fig. 452 *III* u. *IV*) tritt eine weitere und umfangreichere Einsenkung hervor, welche die Anlage des Centralnervensystems darstellt (Fig. 452 *II* u. Fig. 453 *n*). Diese senkt sich allmählich in die Tiefe, so dass sie schliesslich nur noch durch einen schmalen Spalt mit der Höhlung des Atriums in Verbindung steht und sich am Ende davon abschnürt. Dicht über der Ablösungsstelle des Ganglions (von der Epithelschicht) liegt dann

die „Analseite“ des Mundes, an welcher sich das Epistom, d. h. der dorsalwärts vorragende Munddeckel, bildet.

Unterdessen ist die äussere Zellenlage der Knospe nach innen und besonders zwischen die beiden noch getrennten Darmabschnitte vorgedrungen, welche sie umhüllt, mit Ausnahme jedoch der Stelle, wo die Darmschläuche mit den blinden Enden an einander stossen. Hier erfolgt dann die Verlöthung beider Enden und der Durchbruch der Darmhöhle, so dass erst von jetzt an ein einheitlicher Darmkanal vorhanden ist (Fig. 453 u. 455). Die Vereinigungsstelle des Vorder- und Mitteldarms wird durch die in’s Innere vorragende Cardialklappe, sowie durch eine dieser Innenfalte entsprechende äussere Ringfurche dauernd gekennzeichnet (Fig. 453 *B* u. 455). Der mächtige Blindsack des Magens, an den sich der Funiculus ansetzt, kommt erst allmählich zur Ausbildung, ebenso wie sich dadurch und durch eine äusserlich markirte Ringfalte der Magen von dem Enddarm absetzt (Fig. 453 *B*). Wir durften bei diesen Ausführungen zugleich auf Stadien aus der Entwicklung der Gymnolämen-Knospen verweisen, da sie in recht ähnlicher Weise verläuft und Calvet (1900) sehr instructive Abbildungen davon giebt (Fig. 453 *A* u. *B*).

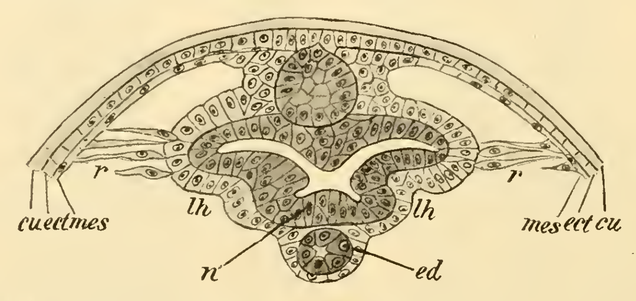


Fig. 454. Querschnitt durch eine Knospe von Plumatella fungosa. (Nach Braem, 1890.)
cu Cuticula, *ect* Ectoderm, *ed* Enddarm, *lh* Lophophorhöhle, *mes* Mesoderm, *n* Nervenhöhle (Anlage des Ganglions), *r* Retractor.

Bald erfährt auch der Vorderdarm noch eine weitere Differenzirung, indem die vorher erwähnte Mundeinstülpung (Fig. 452 *II*, *m*) nicht dem definitiven Mund und Vorderdarm entspricht, sondern nur den späteren Oesophagus liefert, während der Pharynx des fertigen Polypids durch Einbeziehung der ausserhalb des „embryonalen“ Mundes gelegenen Partien gebildet wird (Fig. 453). Diese Gestaltungsverhältnisse, sowie die endgültige Ausmündung des jetzt noch in Verbindung mit dem Atrium stehenden Enddarms (Fig. 452 *II* u. *IV*) werden durch die bisher noch nicht erwähnte Ausbildung des Tentakelapparates mit bestimmt.

Zur Zeit, wenn die Anlage des Ganglions in der schon erwähnten Weise als leichte Einsenkung auftritt (Fig. 452 *II*, *n*), machen sich in Verbindung damit und seitlich von ihr zwei Wülste geltend, die auch äusserlich durch Einstülpungen markirt sind, indem hier die Leibeshöhle (des Mutterthieres) gegen das Innere der Knospe vordringt (Fig. 454 *lh*). Die Einstülpungen stellen die Lophophorhöhle dar, denn jene beide Wülste neben der Ganglienanlage entsprechen der ersten Andeutung der Arme des Lophophors. Sie ziehen leistenförmig am

Rande der analen Platte des Atriums nach vorn, um vor dem Munde in einer leichten Erhebung zu enden (Fig. 452 *II*, *at—ot*). Letztere stellt die Ursprungsstelle der oralen Tentakeln dar, während die analen Tentakeln an dem entgegengesetzten Punkte (Fig. 452 *II*, *at*) entstehen werden. Ihre Ausbildung steht mit derjenigen der Lophophorhöhle, des Ringkanals und dem seitlichen Auswachsen der Lophophorarme im Zusammenhang, welche Vorgänge nicht näher verfolgt werden können. Hier sei nur erwähnt, dass die Tentakeln in Form zackiger Erhebungen an der Oralseite des Pharyngealrandes auftreten, um von da aus auf die Lophophorleiste bezw. -Arme überzugehen. Indem sich die Höhlung des Kanals in die Erhebungen fortsetzt, erscheinen sie nunmehr als zweiblättrige Ausstülpungen der Knospenwand. Von der oralen („aboralen“ Seite nach NITSCHE) ausgehend, schreitet die Bildung der Tentakeln am Aussenrand des Lophophors von der Basis bis zur Spitze der Arme fort, so dass die an der Basis stehenden bereits weit entwickelt sind, wenn diejenigen an der Spitze eben erst angedeutet erscheinen.

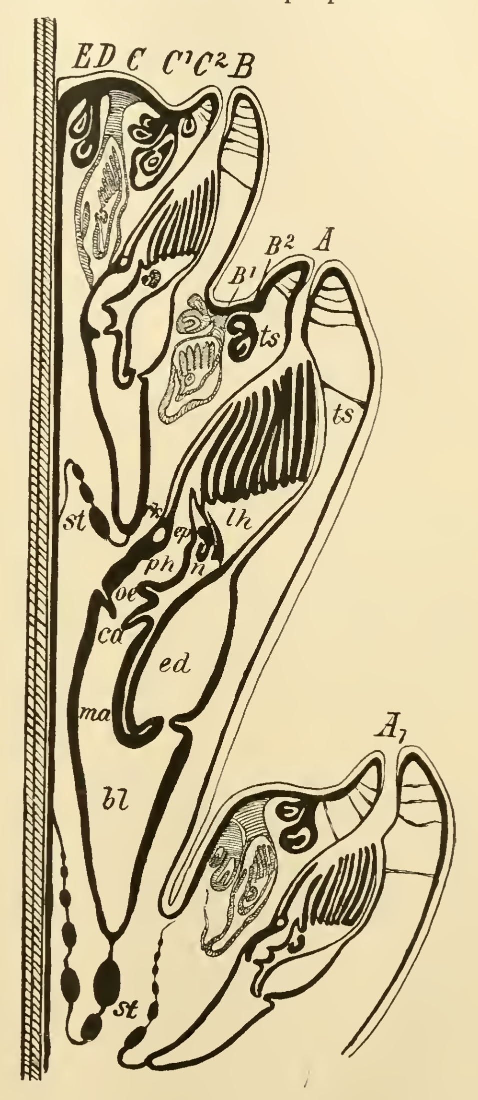


Fig. 455. Zweigende von Plumatella fungosa im optischen Medianschnitt in etwas schematisirter Darstellung, insofern die Medianebenen aller Knospen und Polypide in eine Hauptebene gelegt sind. (Wenig verändert nach BRAEM, 1890.)

A, *B*, B^1, B^2, *C*, C^1, C^2, *D*, *E* die Knospen in der früher (p. 634) besprochenen Reihenfolge.

bl Blinddarm, *ca* Cardialfalte, *ed* Enddarm, *ep* Epistom, *lh* Lophophorhöhle, *ma* Magen, *n* Nervensystem (Ganglion), *oes* Oesophagus, *ph* Pharynx, *rk* Ringkanal, *st* Statoblasten am Funiculus, *ts* Tentakelscheide.

Damit ist im Wesentlichen das Polypid entwickelt, welches also der Hauptsache nach aus einem verhältnissmässig beschränkten Theil der Knospenanlage, nämlich aus deren Fundus (der „Analplatte“ des Atriums nach BRAEM) hervorgeht, während die darüber liegenden Partien die Tentakelscheide (Fig. 452 *III*, Fig. 453, 455 *ts*), die Tochterknospen und das Cystid zu liefern haben. Die

genannten Regionen lassen sich am besten durch einen Vergleich der Figuren 452 *I—IV* erkennen und besonders aus Fig. 452 *III*, in welcher der Bezirk, der das Polypid zu liefern hat, durch Schraffirung angedeutet wurde.

Die zweischichtige Knospenwand biegt nach aussen um in diejenige des Mutterthieres und die Wand des Stockes (Fig. 452) und an dieser Stelle erfolgt die Neubildung des Cystids. Sie scheint hauptsächlich auf Kosten des bildungsfähigen Zellenmaterials am Knospenhals vor sich zu gehen, indem die innere Zellenlage der Knospe das Körperepithel, die äussere Knospenschicht hingegen die Auskleidung der Leibeshöhle, das innere Epithel und die Muskulatur der Cystidwand liefert (Braem, Davenport). Hinsichtlich des besonders von den älteren Autoren zwischen Polypid und Cystid angenommenen Unterschieds, wonach beiden eine gewisse Selbstständigkeit und Unabhängigkeit von einander zugeschrieben wurde, ist erwähnenswerth, dass die Bildung neuer Partien des Cystids anscheinend auch von diesem selbst ausgehen kann, wie Davenport es für Cristatella angiebt, doch dürfte im Allgemeinen die Cystidbildung mehr vom Zellenmaterial der Knospe aus und somit im Zusammenhang mit dem Polypid (durch Vermittlung der Tentakelscheide, Fig. 452 *III* und Fig. 453) erfolgen, so dass auch in dieser Hinsicht jener Unterschied zwischen Polypid und Cystid zurücktritt.

Im Interesse einer einigermassen einheitlichen Darstellung der besprochenen Bildungsvorgänge, die aber bei dem Mangel instructiver Abbildungen der einzelnen Uebergangsstadien schwer genug zu gewinnen ist, lehnten wir uns im Vorstehenden hauptsächlich an Braem's monographische Behandlung der Phylactolämen-Knospung an, möchten aber ausdrücklich auf seine Originalarbeit, wie auf die von Davenport, Kraepelin und Nitsche, sowie auf die älteren Untersuchungen der im Speciellen Theil unseres Lehrbuchs (p. 1215 u. 1231) genannten Autoren verweisen.

B. Gymnolämen.

Gegenüber dem Verhalten der Phylactolämen ist für die Entstehung neuer Individuen am Stock das Vorausgehen der Cystidbildung vor derjenigen des Polypids characteristisch, wie schon erwähnt wurde, und wenn auch diesem abweichenden Bildungsvorgang nicht die grosse Bedeutung zukommt, die ihm früher beigelegt wurde, so ist doch immerhin das in Folge dieser Abweichung sich ergebende Bild ein recht verschiedenartiges. Wenn wir an das zuletzt für die Phylactolämen hinsichtlich der Cystidbildung Mitgetheilte anknüpfen, so fällt bei der Bildung eines neuen Individuums vor Allem das bereits vor Beginn der eigentlichen Knospenbildung stattfindende Auswachsen des Cystids auf.

Halten wir uns zunächst an die von Braem und Davenport eingehend untersuchte Paludicella, so vollzieht sich hier in Folge des Vorhandenseins wucherungsfähigen Gewebes in der Apikalregion der Leibeswand, deren Auswachsen in Form einer handschuhfingerartigen (aus beiden Blättern gebildeten) Ausstülpung (Fig. 456 *A* u. *B*). Dies ist die Anlage des neuen Cystids, welche allmählich die für das ausgebildete Zoöcium characteristische Differenzirung erlangt, wobei sie weiter heranwächst und sich gegen das vorangehende ältere Individuum

absetzt. Erst wenn diese Ausgestaltung der Cystidanlage erfolgt ist, also ziemlich spät, wird an ihr, subapikal gelagert, die Anlage des Polypids kenntlich, die aus einem Complex bildungsfähigen Gewebes der Cystidwand hervorgeht (Fig. 456 *B*). Gegenüber dem Cystid erscheint das Polypid somit hier als eine secundäre Bildung. Weitere Gruppen bildungsfähiger Zellen, die in der Cystidwand erhalten bleiben, veranlassen sodann ähnliche Vorgänge; so liegen zwei solche Gruppen seitlich von der erwähnten (medianen) Polypidanlage, welche für die Lateralknospen bestimmt sind, falls deren zwei zur Ausbildung gelangen. Das bildungsfähige Gewebe in der Apikalregion sorgt für das Auswachsen des Zweiges an der Spitze, indem es ein neues Cystid und in Verbindung damit das subapikal gelegene Polypid in der schon besprochenen Weise liefert.

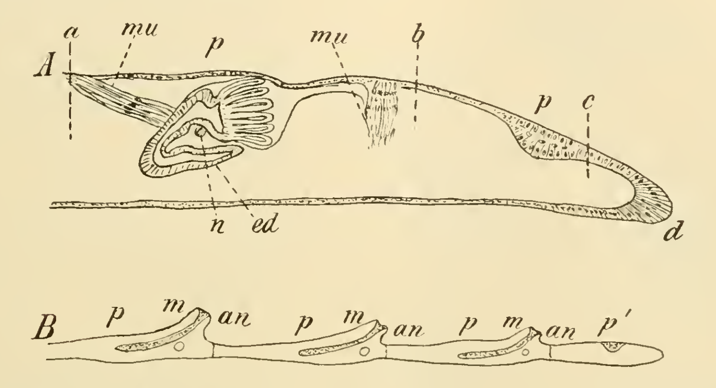


Fig. 456. *A* Zweigspitze von Paludicella Ehrenbergi im (optischen) Medianschnitt. (Nach Davenport, 1891.) *B* Schema der Knospung von Paludicella. *m* Mund(Oral-)seite, *an* After(Anal-)seite. (Nach Braem, 1890.)
a b Region des schon ausgebildeten Polypids (*p*), *b c* Region des neuen Polypids *d* das bildungsfähige Gewebe an der Zweigspitze, *ed* Enddarm, *mu* Muskeln, *n* Ganglion, *p* u. *p'* Polypid und Polypidknospe.

Wurde mit Paludicella ein Vertreter der Ctenostomen vorgeführt, so verhält sich Bugula (als Beispiel aus der Reihe der Chilostomen) ganz entsprechend. Auch bei diesen Formen sieht man das Cystid auswachsen; erst an dem auf diese Weise verlängerten und etwas aufgetriebenen Zweigende treten dann in medianer oder seitlicher Lagerung die Knospenanlagen auf (Fig. 457 *A* u. *B*).

Die erste Anlage der Knospen und ihre Beziehung zu den Körperschichten des Mutterthieres ist vor Allem bei diesen Objecten genauer studirt worden, wobei die Frage nach der Betheiligung der Keimblätter am Aufbau der durch Knospung entstehenden Individuen die Hauptrolle spielte. Sie ist deshalb im vorhergehenden Abschnitt bei Seite gelassen oder nur kurz gestreift worden, muss aber hier an der Hand der neueren Untersuchungen etwas ausführlicher behandelt werden.

Nach den besonders auf Nitsche's Befunden weiterbauenden Untersuchungen von Seeliger und Davenport musste man annehmen, dass zwei Keimblätter des Mutterthieres am Aufbau der Knospe Theil nahmen. Aus dem Ectoderm ginge danach die Leibeswand der Knospe hervor und eine Einstülpung lieferte dann das

Polypid, welches sich später in seine Bestandtheile: Atrium (Tentakelscheide und Tentakeln), die einzelnen Abschnitte des Darmkanals und die übrigen Organe zu differenziren hat. Das Mesoderm liegt als einschichtiges Epithel oder auch in Form verstreuter Zellen in der Umgebung der Polypidanlage und ihrer einzelnen Theile, wo es die Bekleidung des Darmkanals, die Auskleidung der Tentakeln und anderes zu bilden hat. Das sind also Verhältnisse, welche den vorher von den Phylactolämen geschilderten ungefähr entsprechen, wie sie sich aus den Untersuchungen von Braem, Davenport, Kraepelin, Oka u. A. ergaben (Fig. 452—455).

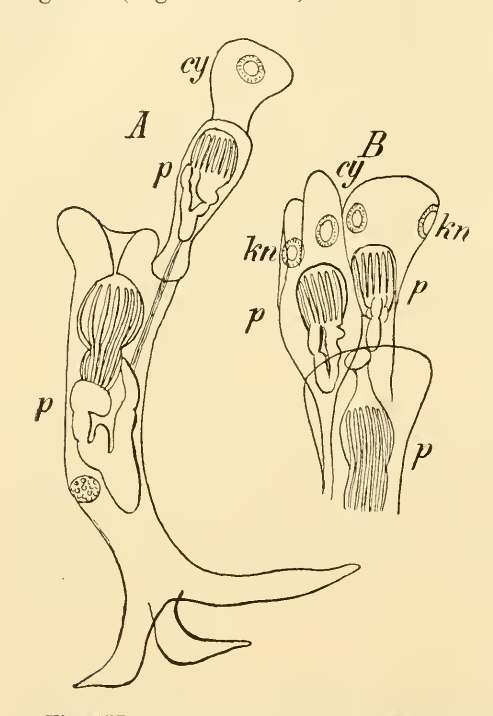


Fig. 457. Bugula avicularia. *A* Junger Stock mit 2 ausgebildeten und 2 nur erst als Knospenanlage vorhandenen Individuen (*p*), von denen nur eines an dem neu gebildeten Cystid (*cy*) sichtbar ist (*kn*); *B* die Knospen bildende Spitze eines wenig älteren Stöckchens mit je 2 Knospen (*kn*) an den neu gebildeten Cystiden (*cy*). (Nach Seeliger, 1890.)

Nitsche's Anschauung von einer vielleicht ausschliesslich ectodermalen Entstehung der Knospen oder diejenige Haddon's von der Betheiligung aller drei Keimblätter bei ihrer Bildung braucht in Folge der sehr klaren Befunde bei den Phylactolämen nicht weiter discutirt zu werden. Mit diesen Ergebnissen stimmt nun die schon früher von Joliet und neuerdings von Calvet in sehr entschiedener Weise vertretene Auffassung sehr wenig überein. Nach ihr soll sich das Polypid nicht in Form einer (vom Ectoderm ausgehenden) Einstülpung bilden, sondern es ginge vielmehr aus einer soliden Wucherung des unter dem ectodermalen Epithel liegenden Blattes, also des „Mesoderms", bezw. aus Mesenchymzellen hervor, die sich zu einem compacten Zellhaufen zusammenlagerten. Erst in diesem entstände nachträglich in Folge einer Spaltung der Hohlraum, sowie die Abgrenzung der Schichten gegen einander. Dass die für die Knospenbildung verwendeten mesodermalen Elemente zum Theil von dem äusseren Epithel herrühren, d. h. durch Einwanderung vom Ectoderm entstanden sein sollen, kommt dabei zunächst nicht in Betracht, wenn dieses Verhalten auch immerhin eine gewisse Vermittlung bilden würde.

Neuere Untersuchungen, welche zur Klärung der Frage auf Seeliger's Veranlassung an verschiedenen marinen Ectoprocten (Alcyonidium, Bugula, Aëtea, Vesicularia, Gemellaria) von Ladewig und O. Römer vorgenommen wurden, führten zu dem Ergebniss, dass eine Ectodermeinstülpung im Sinne der früheren

Autoren in der That vorhanden ist. Die Bildung der Knospe wird durch eine in Folge lebhafter Zellvermehrung entstehende Ectodermverdickung eingeleitet (Fig. 458 *A* u. *B*), wobei anscheinend vom Ectoderm auch Zellen zur Betheiligung an der Mesenchymbildung nach innen abgegeben werden. Im Bereich der Verdickung tritt eine zunächst mehr spaltförmige, direct unter der Cuticula liegende Höhlung auf, die sich bald vertieft, so dass die Polypidanlage jetzt als Einfaltung des äusseren Blattes erscheint (Fig. 458 *C* u. *D*). Darunter

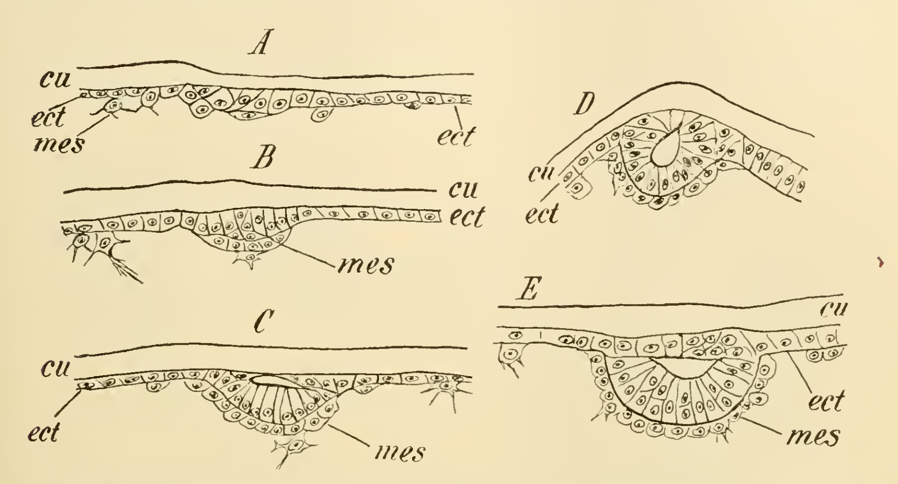


Fig. 458. *A*—*E* Auftreten und Einfaltung der Polypidanlage bei Alcyonidium mytili. (Nach O. Römer, 1906.)

A und *B* Epithelverdickung, *C* Auftreten des Hohlraumes, *D* und *E* dessen Erweiterung.

cu Cuticula, *ect* äusseres Epithel, *mes* Mesoderm.

ordnen sich schon nach Kurzem die vorher zerstreuten Mesenchymzellen zu einer regelmässigen Epithellage an, wodurch das Bild ein ähnliches wird, wie wir es früher für die Phylactolämen kennen lernten, bei denen es sich um eine directe Einfaltung handelt (Fig. 450 u. 452, p. 634). Die Knospe besteht also jetzt aus zwei Blättern (Fig. 458 *D* u. *E*) und es ist somit dieselbe Unterlage für ihre weitere Ausbildung gegeben, bezüglich deren auf das früher Mitgetheilte verwiesen sei (p. 636 u. Fig. 452—455).

C. Entoprocten.

Auffallender Weise stimmt auch die Knospenentwicklung der Entoprocten mit denjenigen Vorgängen ziemlich überein, welche wir bereits von den Ectoprocten kennen lernten. Die recht eingehenden Untersuchungen, welche von Seeliger angestellt und die dann von Davenport und Nickerson bestätigt wurden, lassen darüber kaum einen Zweifel bestehen. Die früheren Angaben von Nitsche, dass die Knospen allein aus dem äusseren Blatt hervorgingen, sowie diejenigen von Hatschek, wonach sich alle drei Keimblätter an ihrem Aufbau betheiligten, mussten dahin abgeändert werden, dass die Knospenbildung (so wie bei den Ectoprocten) vom äusseren und mittleren Blatt ausgeht.

Die Anlage der Knospe macht sich dadurch bemerkbar, dass die Ectodermzellen an der betreffenden Stelle höher werden, womit eine rege Zellvermehrung verbunden ist und bald eine Einsenkung an der unterdessen buckelförmig vorgetriebenen Stelle erfolgt (Fig. 459 *A*—*C*). Die hier lose verstreuten Mesodermzellen wandern in die Knospenanlage ein, so dass also die regelmässige innere Epithellage der Ectoprocten fehlt. Dies steht im Einklang mit dem Verhalten der ausgebildeten Thiere, indem bei den Entoprocten dauernd in der Leibeshöhle ein bindegewebsartiges Mesenchym vorhanden ist, während bei den Gymnolämen ein den Darm bekleidender Mesodermüberzug und bei den Phylactolämen noch ein die Körperwand überziehendes Mesodermepithel hinzukommt. Dieses Verhalten lässt es verständlich

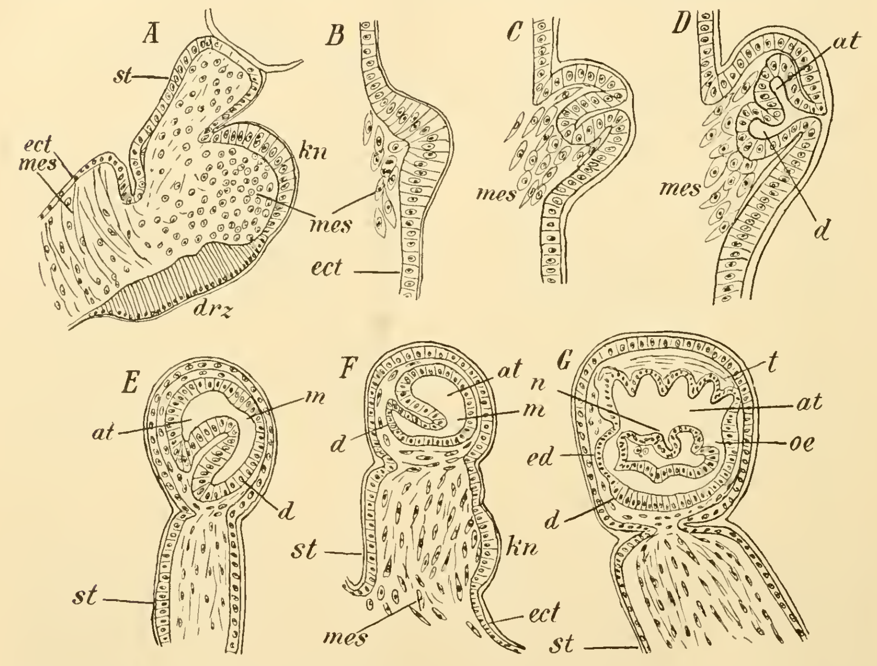


Fig. 459 *A*—*G*. Knospenbildung bei Pedicellina und Urnatella. (Nach Seeliger, 1889, und Davenport, 1893.)

A junge Knospenanlage (*kn*) von Urnatella neben dem Stiel einer älteren Knospe, *B* u. *C* Verdickung des Ectoderms und dessen Einstülpung bei Pedicellina, *D* Sonderung von Atrium (*at*) und Darmkanal (*d*), *E* dessen weitere Ausbildung, *F* Abheben der Knospe (Urnatella), *G* etwas ältere Knospe mit Tentakelanlagen (*t*) und Ganglion (*n*).

drz Drüsenzellen, *ect* Ectoderm, *ed* Enddarm, *kn* Knospe, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *oe* Oesophagus, *st* Stiel der Knospe bezw. des Individuums.

erscheinen, dass die Mesodermschicht auch bei der Knospenbildung der Ectoprocten in Form einer geschlossenen Lage auftritt (Fig. 452, p. 636, und Fig. 458), hier aber durch zerstreute Zellen repräsentirt wird.

Bald wird die Ectodermeinstülpung tiefer und sondert sich in Atrium und Darmanlage, indem letztere sich als ein Divertikel von ihr abgliedert (Fig. 459 *D* u. *E*). Die ganze Knospe setzt sich mehr gegen den Stiel ab und wird dadurch selbstständiger. Im Atrium treten

als zapfenförmige Erhebungen, in welche später Mesenchymzellen eindringen, die Tentakeln auf. Eine Einsenkung der entgegengesetzten, dem Darm zugekehrten Wand des Atriums liefert das Ganglion (Fig. 459 *G*). Während diese Vorgänge, zu deren besserem Verständniss auf die Organisation des ausgebildeten Thiers (Fig. 460) verwiesen sei, im Ganzen dem vorher über die Ectoprocten Mitgetheilten entsprechen, verhält es sich mit dem Darmkanal anders. Seine von Anfang an bestehende Verbindung mit dem Atrium (Fig. 459 *D*—*G*) entspricht nicht wie dort dem Enddarm, sondern stellt vielmehr die Anlage des Vorderdarms dar. Im Uebrigen gliedert sich der Darmschlauch ebenfalls in die einzelnen Abschnitte: Pharynx-Oesophagus, Magen und Rectum, doch wird die Verbindung des Enddarms mit dem Atrium erst nachträglich hergestellt.

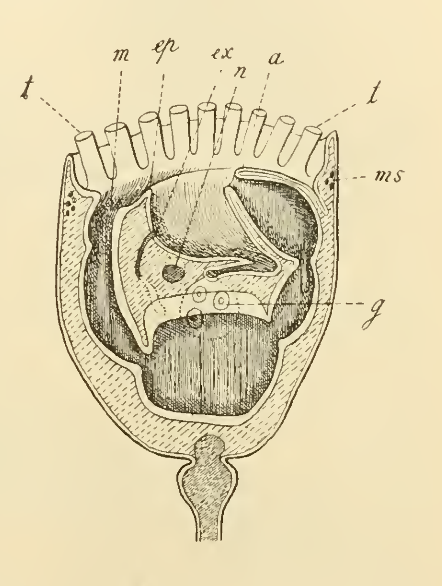


Fig. 460. Schematische Darstellung der Organisation einer ausgebildeten Pedicellina im medianen Durchschnitt. (Nach Ehlers, 1890.)

a After, *ep* epistomaähnliche Mundfalte, *ex* Excretionsorgane, *g* Geschlechtsapparat, *m* Mund, *ms* Ringmuskelfasern, *n* Nervensystem (Ganglion), *t* Tentakeln.

Bei dem im Ganzen recht übereinstimmenden Verlauf der Knospenentwicklung bei Endo- und Ectoprocten erscheint das abweichende Verhalten, wonach das Verbindungsstück mit dem Atrium im einen Fall den Vorderdarm, im anderen Fall hingegen den Enddarm liefert, recht auffällig. Dieser Differenz im Hinblick auf die Morphologie und Ontogenie beider Abtheilungen nachzugehen, würde hier zu weit führen, dagegen muss darauf hingewiesen werden, dass Mund und After der Ecto- und Entoprocten in gewissen Beziehungen zur Orientirung ihrer Knospen stehen. Bei den Phylactolämen treten die Knospen an der Oralseite des Mutterindividuums auf (Fig. 450—455, p. 634—639), und das Gleiche ist bei den Entoprocten der Fall (Fig. 459 *F* u. *G* und Fig. 464, p. 652). Bei den Gymnolämen hingegen geht die Bildung der neuen Individuen von der Analseite der bereits vorhandenen aus (Fig. 456 u. 457, p. 641). Inwiefern diese Uebereinstimmung mit der einen und der Unterschied mit der anderen Abtheilung der Ectoprocten durch das abweichende Verhalten in der Entwicklung des Darmkanals eine Erklärung finden könnte, kann hier nicht untersucht werden. Auf die Verschiedenheit in der Stellung der Knospen gegenüber der Mund- und Afteröffnung bei Phylactolämen und Gymnolämen wird noch zurückzukommen sein (vgl. p. 653 u. 657).

Ueber die bei den einzelnen Formen etwas verschiedene Lage, welche die Individuen gegen einander einnehmen, soll bei der Stolonen- und Stockbidung noch gesprochen werden. Es sind hier gewisse Differenzen hinsichtlich des Orts ihrer Entstehung und in Folge dessen auch in ihrer

Orientirung gegen das Mutterthier vorhanden, indem sie diesem den Rücken zukehren und dann mit ihm gleich orientirt sein können (Pedicellina) oder aber die Bauchseite gegen diejenige der Mutter richten und dann ihr gegenüber eine spiegelbildliche Lage zeigen (Loxosoma, nach SEELIGER).

Ebenso kann die Verbindung der Knospe mit der Mutter insofern eine verschiedene sein, als bei einigen Arten von Loxosoma (L. singulare, raja, cochlea und phascolosomatum) die Knospen mit dem äussersten Fussende an dem Mutterthier befestigt sind, während bei L. Kefersteini die Verbindungsstelle am Rücken der Knospen zwischen Fuss und Rumpf (als sog. Knospungsnabel) gelegen ist. — Auch die Neigung der Knospen gegen die Mutter ist eine verschiedene, indem ihre Hauptaxe bei einigen Arten senkrecht zu derjenigen des Mutterthiers steht, bei anderen Arten das Vorderende der Knospe nach abwärts, wieder bei anderen hingegen nach aufwärts gerichtet ist.

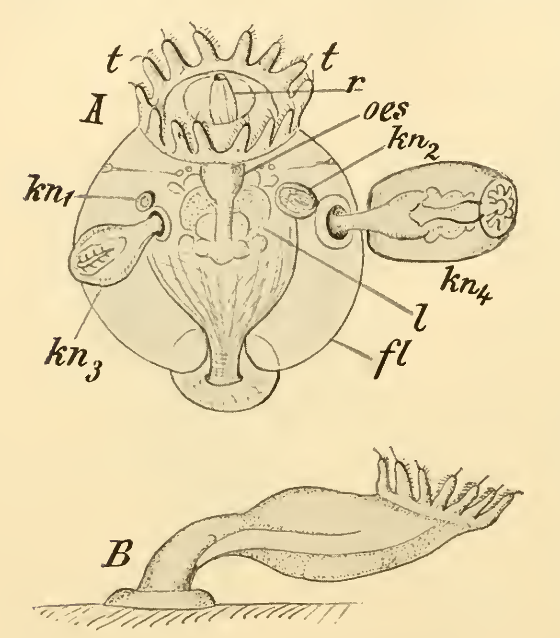


Fig. 461. Loxosoma annelidicola. *A* mit inneren und 2 nach aussen vorgetretenen Knospen (*kn*), *B* jüngeres, mit der Fussscheibe festsitzendes Individuum. (Nach PROUHO, 1891.)

fl Flügelförmige Verbreiterungen des Körpers, kn_{1-4} Knospen verschiedener Altersstadien, *l* Magen mit Leberanhängen, *oes* Oesophagus, *r* Rectum, *t* Tentakeln.

Hier sei nur noch des eigenartigen von PROUHO für Loxosoma annelidicola beschriebenen Verhaltens gedacht, welches nach seiner Vermuthung auch bei L. raja obwalten möchte, bei dieser Art jedoch von O. SCHMIDT als eine auf parthenogenetischem Wege erfolgende Entwicklung von Embryonen angesehen wurde. Eine Ectodermeinsenkung liefert nach PROUHO's Darstellung unter Antheilnahme des Mesoderms eine Knospe, die zunächst im Innern verbleibt, wo sie sich weiter entwickelt und sich mit einer von der äusseren Zellenlage gebildeten Schutzhülle nach Art eines Amnions umgibt. Wenn die Knospe schon weit entwickelt ist, worin sie sich von anderen Entoprocten nicht nennenswerth unterscheidet, dringt sie an der Verbindungsstelle des Hüllsacks mit der mütterlichen Körperwand, indem sich hier eine Oeffnung bildet, nach aussen (Fig. 461 *A*). Später löst sie sich dann los und setzt sich mit Hilfe der Fussscheibe fest (Fig. 461 *B*). Ausser Knospen verschiedener Grösse, welche dem Mutterthier anhaften, finden sich noch jüngere Knospen von ganz differentem Ausbildungszustand im Innern vor (Fig. 461 *A*).

2. Knospung und Theilung an Embryonen.

Bevor wir auf das weitere Verhalten der am Stock neu gebildeten Individuen eingehen, ist eines sehr eigenartigen Vorgangs der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu gedenken, der sich an ziemlich frühen Embryonalstadien vollzieht. Nach der von HARMER an Crisia gemachten interessanten Beobachtung, welche er selbst bei Lichenopora und Tubulipora, zwei anderen Cyclostomen, wiederholen konnte und welche dann durch CALVET und ROBERTSON für Crisia und Diastopora ihre Bestätigung fand, pflanzen sich diese Ectoprocten bereits im Embryonalzustand fort.

Bei Crisia entsteht in Folge der durch das lange Getrenntbleiben der Blastomeren characterisirten Furchung nach dem Zusammentreten der Furchungszellen ein aus etwa 20 Zellen gebildetes morulaähnliches Stadium (Fig. 462 *A*). Eine Differenzirung der Zellen ist anscheinend weder auf diesem, noch auf einem späteren Stadium vorhanden, wenn der umfangreicher gewordene Embryo zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergeht. Aus einigen, von HARMER und CALVET gegebenen Abbildungen könnte bereits die Sonderung in eine oberflächliche Zellenlage und eine tiefere Schicht zu entnehmen sein, wie sie (nach CALVET's Angabe) jedenfalls bald eintritt. Nach weiter fortgeschrittenem Wachsthum nimmt der Embryo dadurch eine unregelmässige Gestalt an, dass sich an seiner Oberfläche Einkerbungen und Ausbuchtungen bilden, welche schliesslich zur Abschnürung der betreffenden Theile führen (Fig. 462 *B* u. *C*). Indem sich der Vorgang noch oft wiederholt, können 100 und mehr derartiger Theilstücke von dem „primären Embryo" abgetrennt werden. Dieser kann dabei als Stammindividuum der von ihm ausgehenden „secundären Embryonen" erhalten bleiben, doch scheint es, dass er bei anderen Arten in Folge der Ablösung so zahlreicher Theilstücke am Ende aufgebraucht wird, wenigstens soll sich in manchen Fällen (Crisia occidentalis) kein „primärer Embryo" mehr finden, der sich irgendwie als Ausgangspunkt für die anderen zu erkennen gibt. Die „secundären Embryonen" können übrigens dieselbe Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung besitzen und sich auf entsprechende Weise wie der „primäre Embryo" vermehren, so dass durch die Bildung dieser „tertiären Embryonen" die Zahl der Sprösslinge noch weiter vermehrt wird, so bei Lichenopora und Tubulipora (HARMER, 1893—98; CALVET, 1900; ROBERTSON, 1903).

Entsprechend der verschiedenen Zeit ihrer Entstehung, befinden sich die Sprösslinge auf differenten Entwicklungsstufen, so sind unter Umständen neben dem im ursprünglichen Zustand vorherrschenden primären Embryo solche vorhanden, die sich erst kürzlich von ihm loslösten und dieselbe niedere Ausbildungsstufe zeigen (Fig. 462 *D*); derartige niedere oder etwas weiter entwickelte Sprösslinge finden sich auch sonst noch vor, wie schon der eine Schnitt durch die Ovicelle von Crisia eburnea erkennen lässt (Fig. 462 *D*). Auf demselben Bild ist eine Reihe von Sprösslingen recht verschiedener Grösse und Ausbildung wahrzunehmen, obwohl ihre Zahl im Allgemeinen nicht besonders gross ist. Ihre weitere Entwicklung erfolgt auf die Weise, dass der Sprössling, an dem die Sonderung der beiden Zellschichten deutlich hervortritt, eine planconvexe Form annimmt, worauf sich an der abgeplatteten Seite schon bald eine Einsenkung bemerkbar macht

(Fig. 562 *D—F*). Diese erlangt einen sehr bedeutenden Umfang und wird zu dem für die Cyclostomenlarven so characteristischen Saugnapf (Fig. 462 *G*), welcher später nach erfolgter Umstülpung die Basalplatte liefert (Spec. Theil dieses Lehrbuches, p. 1205, Fig. 700). Die auftretende Bewimperung des Körpers und seine fortschreitende Differenzirung führen zur weiteren Ausbildung der Larve (Fig. 462 *D—G*), welche schliesslich in einem, dem Verhalten anderer Larven entsprechenden Zustand die Ovicelle verlässt.

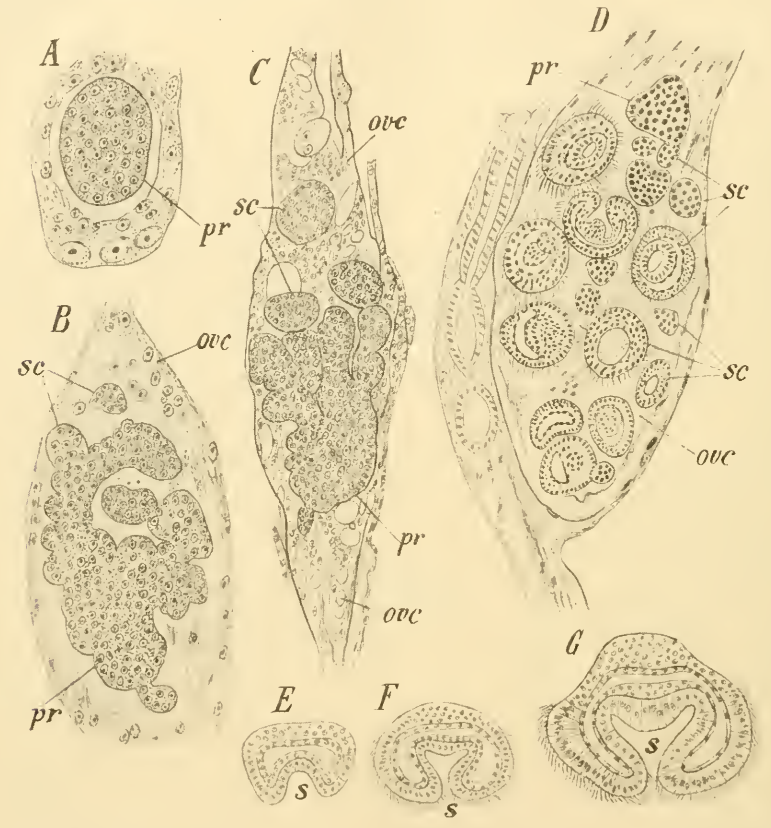


Fig. 462 *A—G*. Ungeschlechtliche Vermehrung der Embryonen. (Nach HARMER, 1893, CALVET, 1900, und ROBERTSON, 1903.)

A Embryo von Crisia occidentalis in einem Morula-ähnlichen Stadium, umgeben vom „Follikel" in der Ovicelle, *B* und *C* Theilstücke abschnürende Embryonen von Crisia eburnea und Cr. ramosa in Follikel und Ovicelle, *D* Ovicelle mit secundären Embryonen und Larven in verschiedenen Stadien von Cr. eburnea, oben der primäre Embryo, *E—G* Larven von Diastopora suborbicularis, Lichenopora hispida und Crisia denticulata, in verschiedenen Stadien der Entwicklung secundärer Embryonen.

f Follikel, *ovc* Ovicelle, *pr* primäre, *sc* secundäre Embryonen, *s* Saugnapfeinstülpung.

Die eigenartige Form der Fortpflanzung, mit der man es hier bei verhältnissmässig hoch organisirten Thieren zu thun hat, erinnert am meisten an diejenige einiger Cölenteraten, besonders an die Abschnürung grösserer oder kleinerer Theilstücke im Planulazustand, wie sie von Oceania und Chrysaora (durch METSCHNIKOFF und W. BUSCH,

vgl. oben p. 513) bekannt geworden ist. Auch dort ist die Ablösung der Sprösslinge nicht an bestimmte Körperregionen geknüpft, wie es hier in ähnlicher Weise der Fall sein kann. Ferner ist insofern eine gewisse Uebereinstimmung vorhanden, als die Sprösslinge von Anfang an einen recht beträchtlichen Umfang haben können und der Vorgang dann mehr den Charakter einer Theilung zeigt, während es andererseits auch zur Loslösung verhältnissmässig kleiner und dadurch mehr knospenähnlicher Theilstücke kommt (Fig. 462 *B—D*). Bei den Bryozoen mit ihrem so reich entwickelten Knospungsvermögen, welches an recht verschiedenen Körpergegenden, an älteren, aber auch an ganz jungen Thieren und sogar schon im Larvenzustand zum Ausdruck kommt, wird man auch die auffallende Vermehrungsweise der Larven als Knospung aufzufassen geneigt sein. Diese wäre dann also bei den Cyclostomen ganz besonders weit, bis in die Embryonalentwicklung zurück verlegt und konnte in Folge dessen die höchst eigenartige Form annehmen.

Das Knospungsproduct ist in diesem Falle nicht ein Polypid, wie es sonst auch an frühzeitig knospenden Individuen, nämlich an den Larven zur Ausbildung kommt, sondern durch den (einer Theilung sehr ähnlichen) Fortpflanzungsact entsteht ein auf sehr frühem Entwicklungszustand befindlicher Sprössling; dieser bildet sich seinerseits erst wieder zu einer typischen Larve aus, um dann nach Durchlaufen der Metamorphose das erste Polypid und aus ihm weitere zu erzeugen. Das entsprechende Verhalten gilt für jene Cölenteraten, bei denen an Larven oder besonders primitiven Formen Theilungs- oder Knospungsvorgänge zur Bildung planulaähnlicher Larven führen, aus welchen dann die ausgebildeten Formen hervorgehen (p. 515 ff.). Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass es sich dabei um mehr zufällige Uebereinstimmungen handelt, denen kein grösseres Gewicht beizulegen ist. Hervorgerufen werden sie offenbar durch gewisse, freilich in beiden Abtheilungen wieder ganz verschiedene Lebensverhältnisse. Bei den Cyclostomen dürfte eine besonders gute Ernährung der Embryonen durch das Mutterthier, bezw. den Stock, die Hauptrolle spielen, indem hierfür (durch theilweise Rückbildung und Umbildung des betreffenden Zoöciums) geeignete Vorrichtungen in der Ovicelle getroffen werden.

3. Stockbildung.

A. Larve und Primärzooecium.

Die Bildung des Stockes pflegt bei den Bryozoen von einem geschlechtlich erzeugten, aus der Larve entwickelten Primärindividuum auszugehen. Nur verhältnissmässig selten sind es abgelöste Knospen (Loxosoma) oder Stolonen (Urnatella), welche zur Bildung eines Stockes oder selbstständigen Individuums Veranlassung geben. Nachdem die Larve ihre Metamorphose durchgemacht und sich festgesetzt hat, beginnt gewöhnlich sehr bald der Knospungsprocess, der übrigens auch schon der Festsetzung vorausgehen, also noch im Larvenzustand erfolgen kann. Dann können sich (zumal bei den Phylactolämen) an der Larve bereits zwei und sogar mehr Polypide finden (Fig. 463 *A* u. *B*), deren Bildungsweise mit derjenigen des ersten ziemlich übereinstimmt. Dieses Verhalten, sowie die Erscheinung, dass bei der Metamorphose beträchtliche Theile der Larve,

darunter auch der Darmkanal, zur Rückbildung gelangen und das Primärindividuum mit seinen Organen aus einer verhältnissmässig geringen Partie des Larvenkörpers hervorgeht, konnte in der Weise gedeutet werden, dass schon das erste Zooecium in Folge eines Knospungsprocesses an der Larve entstände. Wir sind nicht dieser Meinung und haben uns bereits früher dahin geäussert, dass die Entstehung des Primärzooeciums an der Larve unter den Begriff der Metamorphose fällt (Spec. Theil dieses Lehrbuchs, p. 1200—1203 und 1229).

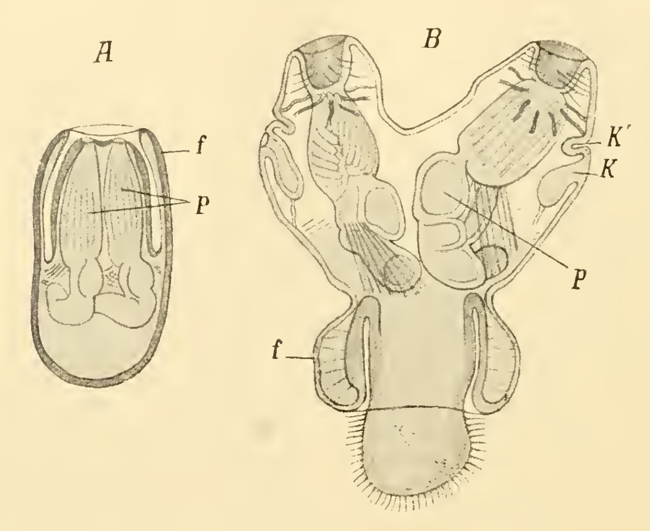


Fig. 463. Zwei Entwicklungsstadien von Alcyonella fungosa. (Nach NITSCHE, 1876.)

A weit entwickelter Embryo, *B* Larve mit 2 Polypiden (*p*) und weiteren Knospen (*k* u. *k'*) kurz vor der Festsetzung; *f* Mantelfalte, die in *B* bereits nach hinten umgeschlagen ist.

Für die Auffassung, dass die Polypidbildung als Abschluss der Metamorphose zu ihr gehört, spricht die grosse morphologische Uebereinstimmung der in den einzelnen Abtheilungen der Bryozoen aus den recht verschiedenartigen Larven hervorgehenden Zoöcien. Die Verschiedenheit der Larvenformen lässt sie demnach als abgeleitete Zustände einer Ausgangsform erscheinen, die dem Zooecium zum mindesten nahe stand. Dieses als das Ursprünglichere wird also nicht durch einen Knospungsprocess, sondern durch blosse Umwandlung aus der Larve entstehen.

Was die Entwicklung des Imagozustandes aus verhältnissmässig geringen Theilen der Larve anbetrifft, so kennt man eine Reihe anderer Larven (Pilidium, Trochophora, Bipinnaria u. a.), die sich ganz ähnlich verhalten, und ebenso ist die Zerstörung mehr oder weniger umfangreicher Organcomplexe, sowie deren Wiederaufbau bei der Metamorphose vieler Larvenformen (Insecten, Ascidien, Amphibien u. s. f.) eine bekannte Erscheinung. Bei den genannten und anderen ähnlichen Vorgängen kann aber nur von einer Metamorphose und nicht von einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Rede sein. Ueberdies spielen Degenerations- und Regenerationsvorgänge auch im späteren Leben der

Bryozoen eine wichtige Rolle, sei es dass gewisse Körperpartien zurückgebildet und aus ihnen anders functionirende Theile (wie der „braune Körper“ in den Ovicellen der Cyclostomen) hergestellt werden, sei es dass unter dem Einfluss äusserer Lebensverhältnisse (wie bei manchen Gymnolämen) die Polypide zur Rückbildung gelangen, um beim Eintritt günstigerer Bedingungen neu gebildet zu werden (p. 685 ff.). Es kann daher nicht überraschen, wenn ähnliche Vorgänge auch schon in früherer Zeit, d. h. bei der Metamorphose, auftreten.

Insofern also die Entstehung des Primärzooeciums in das Bereich der Metamorphose fällt, gehört sie nicht in den Kreis dieser Betrachtungen, doch sei nochmals darauf hingewiesen, dass die (schon früher besprochene) Bildungsweise der Zoöcien des Stockes mit ihr viel Uebereinstimmung zeigt (p. 636 ff.), wodurch die Annahme von der Entstehung des ersten Individuums durch Knospung eine weitere Stütze zu erhalten schien. Diese Auffassung ist dann viel weniger naheliegend, wenn an der Larve wie gewöhnlich nur e i n Polypid auftritt oder dieses Primärzooecium durch ihre directe Umwandlung gebildet wird; dies ist bei den Phylactolämen zu beobachten, abgesehen davon, dass das zweite Polypid auch bei ihnen hinter dem ersten in der Anlage zeitlich zurückbleiben und dadurch dessen Character als Primärzooecium deutlich hervortreten kann. Wie sich die neu entstehenden Individuen gegenüber den vorhandenen, also auch gegen das Primärzooecium verhalten, wurde schon früher (p. 633 ff.) besprochen, doch wird darauf noch zurück zu kommen sein.

B. Entoprocten.

Nur selten, und gewissermassen ausnahmsweise, kommt es vor, dass sich die Knospen vom Mutterthier ablösen, um selbstständig zu werden. Das ist bei L o x o s o m a der Fall. Die Zahl der auf die gewöhnliche Weise (vgl. p. 644) entstehenden und noch mit dem Mutterthier in Verbindung bleibenden Knospen ist eine geringe; sie treten an der Ventralseite des Körpers ziemlich symmetrisch gelagert, aber zu beiden Seiten in alternirender Altersfolge auf, so dass sie sich also rechts und links in verschiedenen Stadien befinden. Ausserdem liegen die jüngeren Knospen mehr gegen die Medianlinie zu, während die älteren weiter von ihr abrücken (Fig. 464 *A* u. *B*). Wenn die Knospen einen genügenden Entwicklungszustand erlangt haben, lösen sie sich an der Basis ab, um sich mit Hilfe einer Fussdrüse oder Fussscheibe festzusetzen (Fig. 464 *B*) und bald zu der gleichen ungeschlechtlichen Vermehrung überzugehen. Bemerkenswerth ist es, dass bei den (getrennt geschlechtlichen) Loxosomen sowohl den männlichen, wie den weiblichen Thieren die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung zukommt (Nitsche, Harmer, Seeliger, Prouho, Nickerson).

Das Verhalten der Loxosomen mit ihren individuenarmen Stöckchen und der Fähigkeit ihrer Einzelthiere zur Loslösung und Selbstständigkeit möchte zunächst als ein ursprüngliches erscheinen. Dass aber hier der Ausgangspunkt für die Knospung der Entoprocten (ganz abgesehen von den Ectoprocten) läge, ist trotzdem wenig wahrscheinlich. Die unvollständige Ausbildung gewisser Individuen mancher Loxosoma-Colonien, sowie die abweichende Bildungsweise der Knospen bei anderen (p. 646)

spricht nicht dafür, dass es sich hierbei um ursprüngliche Verhältnisse handelt. Vielleicht könnte es mit der Lebensweise der am Körper anderer Thiere festgehefteten Loxosomen zusammen hängen, dass die complicirteren Knospungsvorgänge, wie sie sich bei anderen Bryozoen und auch Entoprocten finden, nachträglich eine Vereinfachung erfuhren.

Bei den anderen Entoprocten, wie bei den Ectoprocten bleiben die vom Primärzooecium oder den folgenden Zoöcien ausgehenden Individuen mit einander verbunden. Die Knospung pflegt bei den Entoprocten von der Oralseite der Individuen auszugehen (Fig. 459 *F*, p. 644), doch kann sie auch an der Analseite stattfinden, wie dies ebenfalls bei Pedicellina, und zwar an den Primärindividuen, zu beobachten ist, während die späteren Knospen derselben Entoprocte stets an der Mundseite entstehen (SEELIGER). Die Stelle, an welcher

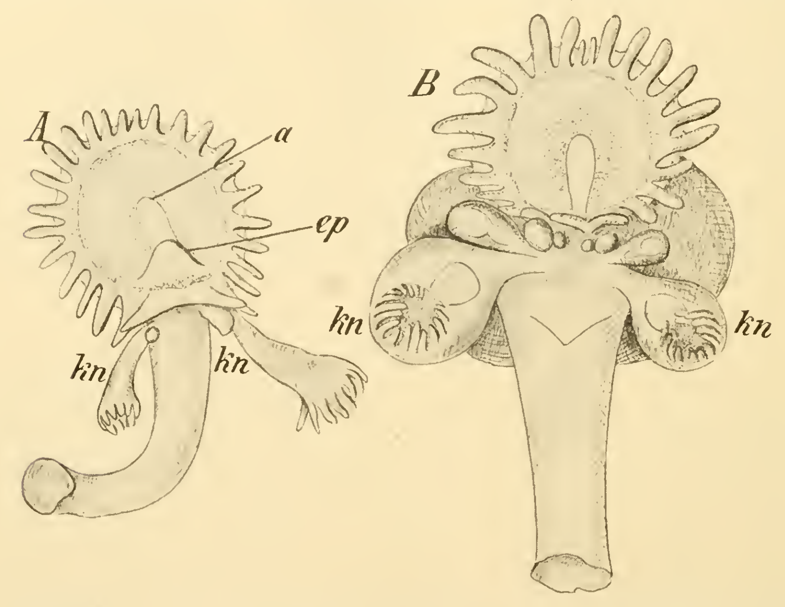


Fig. 464. *A* u. *B* Loxosoma Davenporti, *A* mit 2 älteren und 2 jüngeren Knospen (*kn*), *B* mit 4 älteren und jüngeren Knopen jederseits, *a* Aftergegend, *ep* Epistom. (Nach NICKERSON, 1901.)

sich die Knospen bilden, ist im Uebrigen bei den einzelnen Formen eine verschiedene. Bei Loxosoma ist es die Oralseite des Kelches, an welchem die Knospen in zwei Reihen ziemlich symmetrisch angeordnet sind, wie schon gezeigt wurde (Fig. 464 *A* u. *B*, Fig. 461 *A*, p. 646). Bei Pedicellina hingegen bringt das aus der Larve hervorgegangene und zur Festsetzung gelangte Primärindividuum die erste Knospe nicht am Kelch, sondern an der Basis des Stiels hervor, wie auch weiterhin die Knospen vom Stiel ausgehen (Fig. 459 *A* u. *F*, p. 644). Der Zeitpunkt, in welchem dies geschieht, ist ebenfalls ein verschiedener, indem sowohl recht alte Individuen, wie andererseits auch solche, die selbst noch auf einem sehr frühen Ausbildungszustand stehen, wieder Knospen liefern können (Pedicellina, Urnatella, Fig. 471 u. Fig. 459 *F* nach SEELIGER und DAVENPORT).

Bei Loxosoma sieht man die noch am Mutterthier befindlichen Knospen schon wieder Knospen erzeugen, aber auch ganz alte Individuen vermögen noch Knospen hervorzubringen.

Auf gewisse Verschiedenheiten in der Orientirung der knospenden Individuen zum Mutterthier wurde schon früher hingewiesen (p. 645 ff.); sie betrafen besonders auch die einzelnen Arten von Loxosoma. Während bei dieser Entoprocte die Knospen mehr seitlich am Mutterthier aufgestellt sind, liegen sie bei anderen Formen (Pedicellina, Urnatella) in der Mediane, und die Medianebene des knospenden Individuums kann mit derjenigen des Mutterthieres zusammen fallen. Bei Urnatella gehen die Knospen, welche die (gegliederten, an der Spitze kelchtragenden) Zweige liefern, von der Mediane der Oralseite aus, während lateral davon (ebenfalls an der Oralseite) Stolonen gebildet werden (Davenport). Von diesen letzteren soll aber noch besonders die Rede sein (p. 660 u. 671).

C. Phylactolämen.

An der Oralseite des Mutterthieres nehmen die Knospen auch bei den Phylactolämen ihren Ursprung, wenn man dabei von den beiden ersten, fast gleichzeitig an der Larve auftretenden Polypiden absieht (Fig. 463). Jedes von ihnen kann neben sich bereits mehrere neue Knospenanlagen aufweisen (Fig. 465 *B*, *k* u. *k*), welche auf die schon vorher geschilderte Weise entstanden. Nach der Festsetzung der Larve (Fig. 465 *B*—*C*) ist das junge Stöckchen also ohne Weiteres im Besitz des Materials für seine fernere Aus-

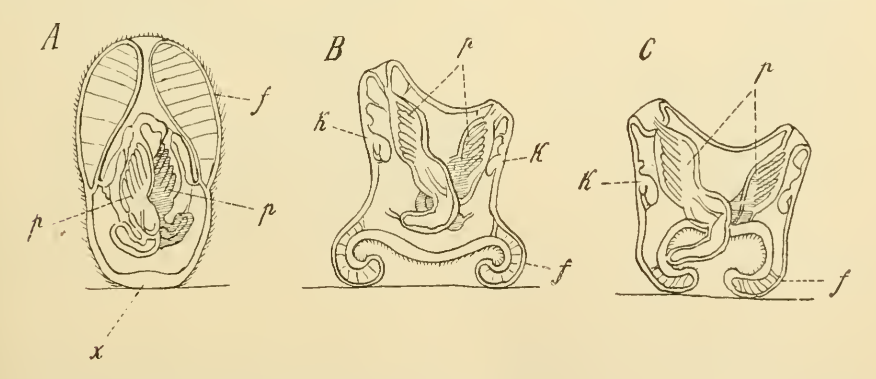


Fig. 465. *A*—*C* Festsetzung der Larve von Plumatella fungosa in drei auf einander folgenden Stadien. (Nach Braem, 1890.)
f Mantelfalte (in *B* u. *C* nach hinten umgeschlagen), *k* Knospen, *p* die beiden ersten Polypide, *x* drüsige Partie des Hinterendes, womit sich die Festheftung vollzieht.

bildung, zu der es alsbald übergeht. Diese erfolgt im Ganzen dem Alter der Knospenanlagen entsprechend, wie wir sie schon früher bei der Knospenbildung am Stock selbst kennen lernten (Fig. 450 bis 455, p. 634 ff.).

Von jedem der beiden (mit *A* bezeichneten) ersten Polypide des jungen Stöckchens geht eine Tochterknospe *B* aus; ihr folgt eine andere *C*, von welcher dann wieder eine neue Knospe *D* erzeugt wird, u. s. f. (Fig. 466 *A* u. *B*). Dies sind die durch erstmalige Knospung

der betreffenden Individuen hervorgebrachten „Hauptknospen“, welche den Stamm (oder späterhin den Zweig) in centrifugaler Richtung fortführen, also zu seiner directen Verlängerung dienen. Ausser ihnen bringen die betreffenden Individuen aber auch noch andere Knospen hervor (Fig. 452 u. 455, p. 436 ff.), nämlich die „Zwischenknospen“, welche sich, entsprechend ihrer Entstehung, in centripetaler Richtung zwischen die Hauptknospen einschalten. Von A gehen in der Weise die Zwischenknospen B^1 B^2 B^3, von B die C^1 C^2 aus, welche zwischen die Hauptknospen A u. B, bezw. B u. C in der angegebenen Weise eingeschoben werden (Fig. 466, Fig. 452 u. 455). Während also bei den Hauptknospen das jüngste Individuum am weitesten entfernt liegt und die Spitze des Zweiges einnimmt, ist das jüngste Individuum der Zwischenknospen dem Mutterthier immer am meisten genähert (Fig. 466 u. 467). Die Zwischen- oder Lateralknospen müssen im Gegensatz zu den Haupt- oder Medianknospen eine andere Richtung einschlagen. Während diese den Stamm in derselben (oder unter Umständen auch in einer abweichenden) Richtung fortführen, geben die Zwischenknospen zur Bildung der Seitenzweige Veranlassung, sei es nun dass diese (je nach dem Wachstum der betreffenden Art) aus frei aufstrebenden Aesten oder kriechenden Seitenzweigen bestehen.

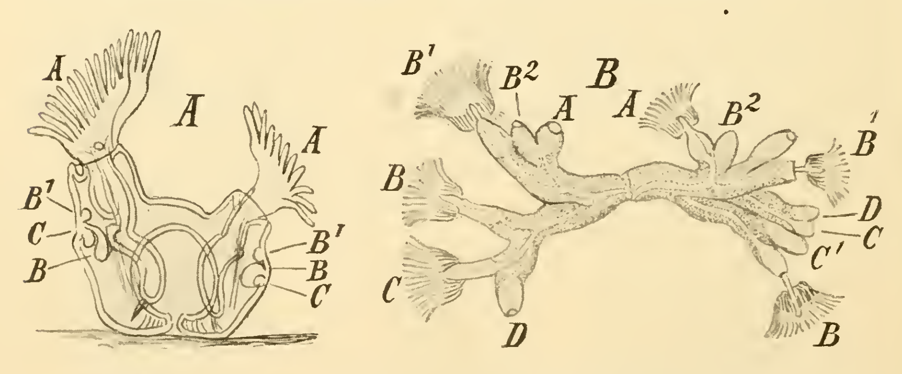


Fig. 466. Plumatella fungosa, A das junge Stöckchen bald nach Festsetzung der Larve (Fig. 465 A—C), B etwas älteres Stöckchen in der Ausbildung der frühen Haupt- und Zwischenknospen. (Nach Braem, 1890.)
Erklärung der Buchstaben im Text.

Ungefähr nach den gleichen Regeln vollzieht sich auch das weitere Wachsthum des Stockes; man hat diese durch bestimmte Formeln ausgedrückt, wofür hier nach Braem's Darstellung das Beispiel von Plumatella gewählt ist (Fig. 467 A u. B). Für die Folge der Hauptknospen gilt die Formel:

$$\mathrm{A\ B\ C\ D\ E\ F\ G}$$

für die Haupt- und Zwischenknospen diejenige:

$$\mathrm{A\ B^3\ B^2\ B^1\ B\ C^2\ C^1\ C\ D^1\ D\ E\ F\ G}$$

wobei die sich zwischen die Hauptknospen D und G einschiebenden Zwischenknospen weggelassen sind. Die directe Abstammung (Mutter und

Tochter) wird durch die verbindende Klammer ⌢ angegeben. Erläutert werden diese Formeln durch die Figuren 467 (*A* u. *B*).

Von Interesse ist der Vergleich der Stockbildung mit einer solchen Art, bei welcher an der Larve nicht wie bei Plumatella zwei einander ungefähr gleichwerthige Polypide zur Ausbildung kommen; dies ist bei Fredericella sultana der Fall (Braem, 1908). Hier bringt das Primärpolypid *A* noch im Larvenzustand die Knospe *B* hervor (Fig. 468), doch scheinen sich nichtsdestoweniger auch hier bald junge Stöckchen heraus zu bilden, welche (wohl in Folge des Auftretens einer Knospe *A* an der entgegengesetzten Larvenseite, Fig. 468 *I*) mit den früher besprochenen, in Fig. 466 abgebildeten Stöckchen von Plumatella fungosa im Ganzen übereinstimmen (Fig. 468 *III*). Es werden aber nach Braem's Wahrnehmung auch solche Stöckchen gefunden, die in ihrer einseitigen Ausbildung (Fig. 468 *II*) dem Verhalten der Larve (Fig. 468 *I* entsprechen, jedoch (am rechtseitigen Ende des Stöckchens bei *A*) eine Knospe erkennen lassen, die den Ausgangspunkt für den noch fehlenden Theil der Colonie bilden dürfte.

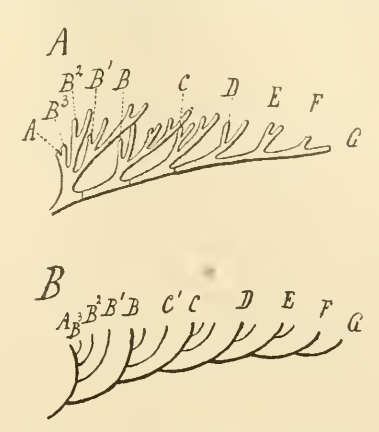


Fig. 467. A Zweig von Plumatella fruticosa und B Schema seiner Verästelung. (Nach Braem, 1890.)

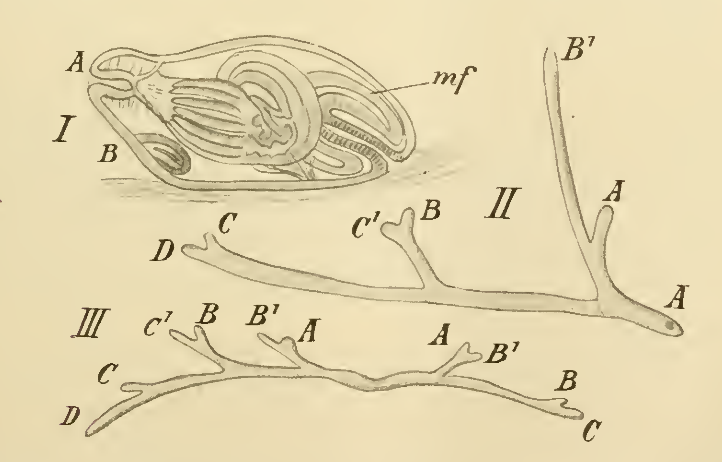


Fig. 468. *I* eben festgesetzte Larve von Fredericella sultana (*A* Primärpolypid, darunter die 1. Knospe *B*, *mf* Mantelfalte, *II* junges einseitig entwickeltes Stöckchen, *III* junges zweiseitiges Stöckchen. (Nach Braem, 1908.)

Knospenfolge der Buchstaben *A, B, C, D* etc., wie in dem jungen Stöckchen von Plumatella in Fig. 466 *B*.

Wenn auch im Allgemeinen für die Phylactolämen das in den obigen Formeln ausgedrückte Knospungsgesetz gilt, so treten doch innerhalb der einzelnen Gattungen und Arten gewisse Modificationen

auf, welche jedoch hier nicht berücksichtigt werden können, sondern hinsichtlich deren, wie überhaupt des Genaueren der betreffenden Wachsthumsvorgänge auf die Arbeiten von Nitsche, Kraepelin, Braem, Davenport u. A. verwiesen werden muss.

Für die weitere Ausbildung des Stockes und seinen bei den einzelnen Formen so verschiedenen Habitus kommt ausser der Art seines Wachsthums noch ein anderer Factor in Betracht, nämlich die Beschaffenheit der Cystidwand und besonders der ihren Hauptbestandtheil bildenden Cuticula. Ist sie fest, so giebt sie den Zweigen des Stockes den nöthigen Halt und ermöglicht ihnen dadurch bei freiem Wachsthum ein selbstständiges Aufstreben; bleibt die Cuticula dagegen weich und geschmeidig, so entwickelt die Colonie kriechende, an die Unterlage gebundene Zweige. Beides kann übrigens bei ein und derselben Species (bei Plumatella repens z. B., wie auch bei anderen Arten) der Fall sein. Wenn bei den kriechenden Formen die Selbstständigkeit der Zweige gewahrt bleibt, entstehen die dendritisch verzweigten, moosartigen Colonien, welche ebenso bei Plumatella wie bei Fredericella vorkommen. Lagern sich die Zweige sehr dicht an einander, so dass sie schliesslich verkleben und zusammen verwachsen, so kommt es zur Bildung von Krusten, wie sie ebenfalls bei Vertretern der Gattung Plumatella gefunden werden. Erfolgt dieses dichte Zusammendrängen der Zweige in paralleler Richtung senkrecht zur

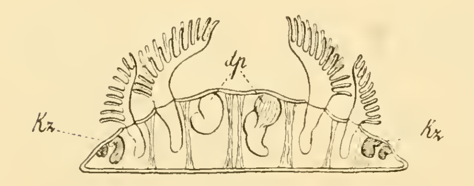


Fig. 469. Querschnitt durch eine Colonie von Cristatella mucedo mit degenerirenden (*dp*), daneben lebenskräftigen und am Rande in Neubildung begriffenen Polypiden (*kz*). (Nach Braem, 1890.)

Unterlage oder in verschiedenen Richtungen des Raums, so ergeben sich daraus die compacten fungösen Formen der Plumatella und Alcyonella. Handelt es sich hierbei um eine Verwachsung der Cystidwände, die als zumeist röhrenförmige Gebilde erhalten bleiben, so geht die Verschmelzung noch weiter, wie dies für Cristatella gilt, deren Colonie völlig der gegen einander abgegrenzten Cystide entbehrt und bei welcher die ursprünglichen Zweige des Stockes nur noch durch die vom Rande der platt wurmförmigen Colonie hereinwachsenden Mesodermsepten angedeutet sind.

Entsprechend der vorher besprochenen Knospenfolge finden sich die zuletzt entstandenen Individuen im Allgemeinen an den Spitzen der Zweige und bei den flächenhaften Colonien liegen sie hauptsächlich am Rande, von welcher Knospungszone aus das Wachsthum des Stockes fortschreitet. Das Gleiche gilt auch für die langgestreckte Cristatella-Colonie, an welcher die ältesten Polypide in zwei Längsreihen neben der Medianlinie angeordnet sind; nach dem Rande der Colonie folgen stufenweise in immer weiteren Reihen die jüngeren Individuen bis gegen den Rand hin (Fig. 469), wo sich der Stock durch Ausbildung neuer Knospen immer wieder ergänzt und an Umfang zunimmt, während die in der Mitte gelegenen älteren Individuen allmählich dem Verfall entgegen gehen (Nitsche, Kraepelin, Braem, Davenport, Oka, Wesenberg—Lund u. A.).

D. Gymnolämen.

Die Gymnolämen zeigen hinsichtlich der Orientirung ihrer Knospen zum Mutterthier insofern andere Verhältnisse, als diese nicht wie bei den Phylactolämen (und Entoprocten) an der Oralseite, sondern vielmehr an der Analseite ihren Ursprung nehmen (Fig. 456, p. 641 u. Fig. 470). Offenbar hängt dies mit der Stellung der Zoöcien am Stock zusammen. Diese ist bei den Gymnolämen so, dass die Analseite distalwärts, d. h. gegen die Spitze der Zweige gerichtet ist, während bei den Phylactolämen die Oralseite nach der Zweigspitze gerichtet erscheint. Die der Peripherie zustrebenden Knospen entstehen dementsprechend an der Analseite der Gymnolämen-Individuen (Fig. 456 u. 470).

Gelegentlich scheinen übrigens auch Ausnahmen von dieser Regel vorzukommen, so kann bei Alcyonidium mytili im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Auftreten der ersten Polypidknospe auf der Oralseite diese Knospe ausnahmsweise (wie bei den Phylactolämen) auf der Analseite des älteren Individuums zum Vorschein kommen (Zschiesche, 1909).

Wie die Orientirung der Knospen, ist in beiden Abtheilungen auch diejenige der Primärindividuen gegen die Unterlage eine verschiedene, welches Verhalten man ebenfalls für die sehr auffallende Differenz in den Beziehungen der Knospen zum Mutterthier verantwortlich gemacht hat (Braem). Während bei den Phylactolämen die Primärpolypide der Unterlage ihre Oralseite zukehren, ist bei den Gymnolämen das Umgekehrte der Fall. Man hat vermuthet, dass die gegen die Unterlage gerichtete Seite bessere Bedingungen für die Knospenausbildung böte und dass sich also auf diese Weise deren Beziehungen zu den betreffenden Regionen der Polypide heraus gebildet hätten.

Die Frage ist viel und von verschiedenen Gesichtspunkten aus discutirt worden, wie besonders aus den Arbeiten von Braem und Davenport zu entnehmen ist, welche die betreffenden Verhältnisse an einer Anzahl verschiedener Phylactolämen und Gymnolämen untersuchten. Sie ist auch für die Entoprocten von Bedeutung (vgl. p. 652), und wie bei diesen ist darauf hinzuweisen, dass ausser der Morphologie der ausgebildeten Thiere auch das Verhalten der Larven in Betracht kommen mag. Die Art ihrer Festsetzung, die Umbildung und Verlagerung eines Theils ihrer Organe (darunter auch des Darmkanals) könnte dabei eine Rolle spielen. Da es jedoch hier nicht unsere Aufgabe ist, uns in die individuelle Entwicklungsgeschichte zu vertiefen, so muss auf das im Speciellen Theil (p. 1192—1215) über die Umwandlung der Larven und Ausbildung der Polypide Mitgetheilte verwiesen werden.

Bei der Umwandlung der Larve in die festsitzende Form können auch hier, ähnlich wie es vorher für die Phylactolämen festgestellt wurde, zwei Individuen ungefähr gleichzeitig entstehen (so bei Lichenopora nach Harmer), doch geht bei anderen Gymnolämen nur ein Polypid aus der Larve hervor. Dieses Primärzooecium hat dann zunächst die zur weiteren Fixirung des Stöckchens nöthigen Theile zu liefern; bei Bugula z. B. sind dies einige Wurzelausläufer, die sich von seiner Basis auf die Unterlage erstrecken (Fig. 470 *A*). Oben an der Analseite des Primärzooeciums treten bald an den schon vorher gebildeten Cystid (in der früher p. 641 besprochenen Weise) die Knospen auf, und indem sich der Vorgang an den neu entstehenden Zoöcien wiederholt, kommt es zur Ausbildung eines sich stetig vergrössernden Stöckchens (Fig. 470 *A* u. *B*).

Die Zahl der von den einzelnen Individuen hervorgebrachten Knospen ist bei den einzelnen Arten verschieden. Schon am Primärzooecium kann ausser der ersten noch eine zweite Knospe angelegt werden (Bugula flabellata, nach NITSCHE), und das kann auch weiterhin noch der Fall sein (Fig. 470 *B*). Bei denjenigen Arten, bei denen das Polypid nur eine Knospe erzeugt, muss durch diese das distale Wachsthum des Zweiges fortgesetzt werden, sie liegt also der Zweigspitze genähert (Fig. 456, p. 641). Wenn das Polypid eine gewisse Ausbildung erlangt hat, so entsteht von der Cystidwand aus ein quergerichtetes Septum, welches die Leibeshöhle des Polypids als proximale Kammer von einer distalen Kammer, der Knospenhöhle, trennt (Fig. 456, u. Fig. 470). Indem auf diese Weise das einzelne Polypid von dem benachbarten Individuum abgesondert wird, erreicht es eine ziemliche Selbstständigkeit, was bei den Phylactolämen nicht der Fall ist (Fig. 455 u. 466, p. 639 u. 654).

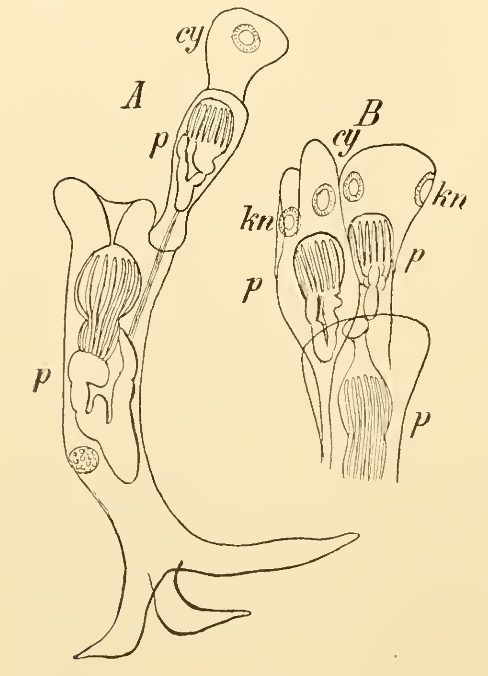


Fig. 470. Bugula avicularia. *A* junger Stock mit zwei ausgebildeten und zwei nur erst als Knospenanlage vorhandenen Individuen (*p*), von denen nur eins an dem neu gebildeten Cystid (*cy*) sichtbar ist, *B* die knospenbildende Spitze eines wenig älteren Stöckchens mit je zwei Knospen (*kn*) an den neu gebildeten Cystiden (*cy*). (Nach SEELIGER, 1890.)

Werden vom Polypid zwei Knospen gebildet, so entsteht ausser der queren noch eine längsgerichtete Scheidewand (Fig. 470 *B*). Die auf diese Weise sich abtrennenden Zoöcien geben bei fortgesetzter Knospung ohne Weiteres zur Verzweigung des Stockes Veranlassung. Unter Umständen kann die Bildung solcher Zwischenknospen auch noch weiter gehen, indem von dem einen Polypid die Knospen hervorgebracht werden, wie dies nach CALVET's Beobachtung bei Eucrates lafontii der Fall ist. Die eine dieser drei Knospen ist dann eine mediane, während die beiden anderen lateral gelagert sind (CALVET, 1900).

Gegenüber den von ihm ausgebildeten und weiterhin am Stock entstandenen Zoöcien zeigt das (direct aus der Larve hervorgegangene) Primärzoöcium bei manchen Gymnolämen eine abweichende Form, welche mit dem Bau der Zoöcien anderer Arten übereinstimmt und wahrscheinlich eine phylogenetische Reminiscenz darstellt. Man hat das Primärzoöcium deshalb als sogenannte „Ancestrula" den anderen Zoöcien gegenüber gestellt (JULLIEN, HARMER). Nach den Untersuchungen einer Reihe von Forschern (F. A. SMITT, NITSCHE, JULLIEN, PERGENS, NEVIANI, HARMER u. A.) ist diese Erscheinung ziemlich

verbreitet und Harmer ist ihr neuerdings besonders für die Chilostomen nachgegangen. Er zählt die Arten auf, bei denen Ancestrula-Formen vorkommen und characterisirt diese gegenüber den gewöhnlichen Zoöcien des Stockes. Bei den meisten Formen (Microporella, Schizoporella, Cribrilina, Flustra u. A.) handelt es sich um das Auftreten von Primärzoöcien, welche den Zoöcien von Membranipora gleichen; dieses Verhalten dürfte für eine Ableitung von derartig gestalteten Vorfahren sprechen. Bezüglich der Einzelheiten in der Uebereinstimmung der betreffenden Zoöcien und Primärzoöcien sei auf die Originalarbeit von Harmer (1903), sowie auf diejenigen der oben genannten Autoren verwiesen. Hier ist nur noch zu erwähnen, dass jene Ancestrula-Formen sich auch hinsichtlich der Knospung anders als die gewöhnlichen Zoöcien des Stockes verhalten können, indem sie mehrere Knospen hervorbringen, während die Stock-Zoöcien (so bei Flustra membranacea, nach Nitsche, 1871) nur je eine Knospe erzeugen.

Der Knospenfolge und weiteren Ausbildung des Stockes bei den verschiedenen Gymnolämen nachzugehen, würde hier zu weit führen. Eingehend hat sich Davenport in seiner Arbeit über Paludicella bei dieser, sowie bei anderen (marinen) Gymnolämen (Bugula, Lepralia, Flustrella, Crisia), dieser Frage angenommen, und es muss hier auf seine, wie auf die Ausführungen der früher genannten Autoren (Nitsche, Jullien, Harmer, Prouho, Calvet, Levinsen u. A.) verwiesen werden, abgesehen von den älteren Arbeiten von Allman, Ehlers, Smitt u. A., welche die Morphologie der Gymnolämen und Bryozoen im Allgemeinen behandeln.

Die Verschiedenheit in der Ausgestaltung der Colonie ist bei den weit artenreicheren Gymnolämen eine noch viel beträchtlichere, als bei den Phylactolämen, und wie bei diesen spielt dabei auch die Beschaffenheit der Cystidwand, besonders der Cuticula, eine wichtige Rolle. Je nachdem, ob sie durch stärkere Chitinisirung oder gar durch Einlagerung von Kalksalzen eine festere Beschaffenheit annimmt oder aber geschmeidig bleibt und sogar ganz weich wird, kommt es zur Ausbildung verzweigter, sich verhältnissmässig hoch erhebender Stöckchen, niederer rasenförmiger Colonien oder zu solchen von Platten- oder Krustenform. Um dies durch einige characteristische Beispiele zu erläutern, so seien zunächst die verzweigten, aufrechten, aber biegsamen Stöckchen von Bugularia oder Bicellaria, sowie die ebenfalls aufrechten, verästelten Colonien von Crisia genannt, bei welchen eine Verkalkung der dadurch starrer werdenden Ectocyste eintritt. Biegsam und hornartig bleibt die Ectocyste bei Flustra, obwohl deren Stöckchen in Folge der Abplattung und Verbreiterung ihrer Zweige eine etwas compactere Beschaffenheit annehmen. Die hornige, nur wenig verkalkende Paludicella-Colonie breitet sich durch ihre horizontal fortwachsenden Zweige an der Unterlage aus, doch erheben sich davon auch Seitenzweige und es kommt zur Ausbildung zierlicher Büschel. Durch secundäre Verschmelzung der an der Unterlage kriechenden Zweige kann es zu einer netzartigen Verzweigung kommen (Hippothoa flagellum). Bei Tubulipora können die mit ihrem unteren Theil verwachsenen, röhrenförmigen Zoöcien zu einer, der Unterlage aufsitzenden Platte vereinigt sein. Die starr verkalkten, rindenartig die Unterlage bedeckenden Stöcke von Membranipora bestehen aus sehr vielen, reihenweise dicht

an einander gelagerten Zoöcien. Um die kurze Reihe der Beispiele aus der arten- und formenreichen Gruppe der Gymnolämen zu schliessen, seien nur noch die Krusten bildenden Flustrellen oder Alcyonidien erwähnt, an deren unregelmässig geformten fleischigen Stöcken in Folge der weichen Beschaffenheit der Cuticula die Zoöcien in eine gallertige Masse eingesenkt erscheinen (Alcyonidium gelatinosum).

4. Polymorphismus.

In Verbindung mit der Stockbildung der Bryozoen kommt es in ähnlicher, wenn auch nicht in so weitgehender Weise wie bei anderen Colonien bildenden Thieren (Hydroidpolypen, Siphonophoren, Salpen) zu einer verschiedenartigen Ausbildung einzelner Individuen, welche bestimmte Functionen übernehmen. Es handelt sich dabei um solche (Caularien), die zur Festigung der Colonie in Stamm und Wurzel Verwendung finden, sowie um andere, welche der Brutpflege, Ernährung oder sonstigen Erhaltung des Stockes dienen (Oöcien, Avicularien, Vibracularien). Dazu ist eine besondere morphologische Umgestaltung erforderlich, die vor allen Dingen mit der Rückbildung des Polypids, d. h. des Tentakelapparates und Darmkanals, sowie der zugehörigen Theile, verbunden zu sein pflegt.

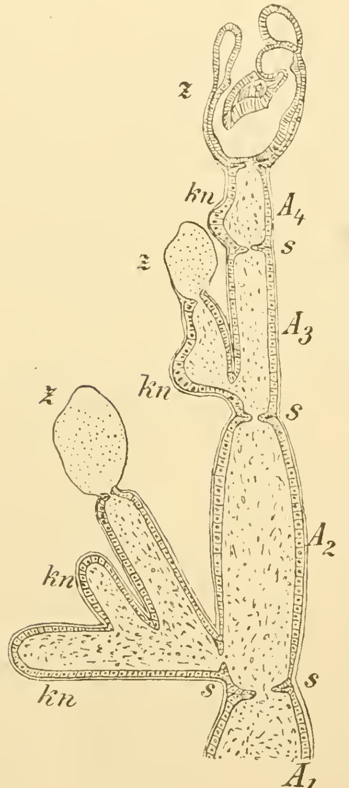


Fig. 471. Knospung und Ausbildung der vollständigen und unvollständigen Individuen an einem Theil des Stockes von Urnatella gracilis, in schematischer Darstellung. (Nach DAVENPORT, 1893.) A_1—A_4 Reihenfolge der Zweigglieder, an den Zweigspitzen die Zoöcien (*z*), *kn* Knospen, *s* Scheidewände.

Bei manchen Entoprocten sowohl, wie bei Ectoprocten (Stolonifera) bilden sich in der schon früher (p. 634 ff. u. 644) kennen gelernten Weise Knospen, die zwar zu einem ziemlichen Umfang auswachsen, jedoch die Ausbildung vollständiger, mit Darmkanal und Tentakelapparat versehener Individuen nicht erlangten (Caularien, Fig. 471). Von ihnen gehen dann wieder ähnliche Bildungen aus, die sich durch Scheidewände von den vorher und nachher entstandenen absetzen; so kommt es zur Ausbildung der Gliederung an Stamm und Seitenzweigen, wie wir sie von Pedicellina, Urnatella und den Vesicularidae (Stolonifera) kennen (Fig. 471). Die Scheidewände sind durchbohrt, so dass eine Communication zwischen den Leibeshöhlen der einzelnen Individuen vorhanden ist, und diese werden bei den Vesiculariden ausserdem von einem, sich durch die Reihe der Individuen fortsetzenden Gewebsstrang durchzogen. Im Uebrigen ist der Innen-

raum an seiner Wand nur mit den Theilen ausgestattet, welche sonst der Cystenwand zukommen. — Bleibt ein derartig gestalteter Theil des Stockes kriechend an die Unterlage geheftet und erheben sich davon aufstrebende Zweige, so entsteht ein zur Befestigung des Stockes dienendes Wurzelgeflecht.

Gegenüber den mit Polypid versehenen eigentlichen oder Autozoöcien hat man solche, wie die soeben besprochenen, welche sowohl des Polypids, wie der Oeffnung entbehren, als Kenozoöcien bezeichnet. Ausser den rückgebildeten Individuen in Stamm und Wurzel sind nach LEVINSEN hierher noch die Seitenkammern (Loculi) der Catenicelliden zu rechnen, sowie die modificirten Marginalzoöcien mancher Flustra-Arten, die kleinen Kammern an den basalen Ausbreitungen der Retepora-Colonien und die stützenden Röhren vieler Cyclostomen. Zum Theil weniger weit zurückgebildet, indem sie noch im ausgebildeten Zustand, zum mindesten aber während ihrer Entwicklung Andeutungen des Polypids aufweisen, sind die sogenannten Heterozoöcien, wie LEVINSEN (1902) die Avicularien und Vibracularien bezeichnet.

A. Avicularien und Vibracularien.

Den Avicularien, wie auch den Vibracularien, kommt ebenfalls mechanische Function zu, und offenbar sind sie aus solchem Bedürfniss heraus entstanden. Die ersteren dieser bei den Chilostomen vorkommenden Einrichtungen stellen Vogelkopf-ähnlich gestaltete Zangen dar (Fig. 476 *C*), die in der Nähe der Oeffnungen an den Zoöcien sitzen (Fig. 472 *H*) und, indem sie schnappende Bewegungen ausführen zum Schutze der Colonie, oder zum Erfassen von Nahrungskörpern dienen, welche späterhin durch den Tentakelstrom der Mundöffnung zugeführt werden. Ganz ähnlich den Polypenknospen entstehen sie als kleine, buckelförmige Vorragungen am Cystid, d. h. als Ausstülpungen der Wand, in welche mesodermale Elemente einwandern (Fig. 472 *A*). Entsprechend der Form der ausgebildeten Avicularie gliedert sich die Anlage in einen schmäleren basalen Theil, den Stiel, und einen aufgetriebenen distalen Abschnitt (Fig. 472 *A* u. *B*). Am Gipfel des letzteren tritt durch Zellvermehrung eine Verdickung und sodann eine Einsenkung des Ectoderms auf, wodurch die Uebereinstimmung mit einer Polypidanlage noch mehr hervortritt (Fig. 472 *C* u. *D*). Dadurch, dass das Mesoderm sich in einer continuirlichen Schicht epithelartig dem äusseren Blatt anlegt, wird dieser Eindruck noch verstärkt (Fig. 472 *E*). Später zieht es sich wieder mehr davon zurück, wenigstens im distalen Theil der Auftreibung, um die in deren proximalen Partie gelegenen starken Muskeln der Avicularie zu liefern, welche die Bewegung der schmäleren Zangenhälfte (des sogenannten „Unterkiefers") hervorrufen (Fig. 472 *F* u. *G*). Die Einstülpung des äusseren Blattes lässt aber, da das Polypid nicht zur Ausbildung kommt, nur das aus Ganglien- und Sinneszellen bestehende nervöse Organ (den „Fühlknopf") der Avicularie aus sich hervorgehen, dessen Höhlung dauernd mit der Aussenwelt in Verbindung bleiben kann (Fig. 472 *G*). Dieses Organ würde also den letzten Rest der Polypidanlage darstellen.

Die in sehr entschiedener Weise bereits von NITSCHE (1871), wie von seinen Nachfolgern (JULLIEN, VIGELIUS, CALVET, LEVINSEN

u. A.), vertretene Auffassung der Avicularien als umgewandelte Zoöcien findet somit ihre Stütze im Entwicklungsgang dieser Gebilde, wie er auf SEELIGER's Anregung durch LADEWIG (1900) genauer festgestellt wurde. Ihre eigenartige, bei den einzelnen Arten übrigens wechselnde Form ist so zu erklären, dass Kopf und „Oberkiefer" der Avicularie vom Körper des Zooeciums gebildet werden, während das die Mündung bedeckende Operculum den beweglichen „Unterkiefer" liefert, wobei seine Musculatur die entsprechende Verwendung findet. Der Uebergang der Zoöcien zu Avicularien lässt sich bei manchen Chilostomen, z. B. Angehörigen der Gattung Flustra verfolgen, indem deren

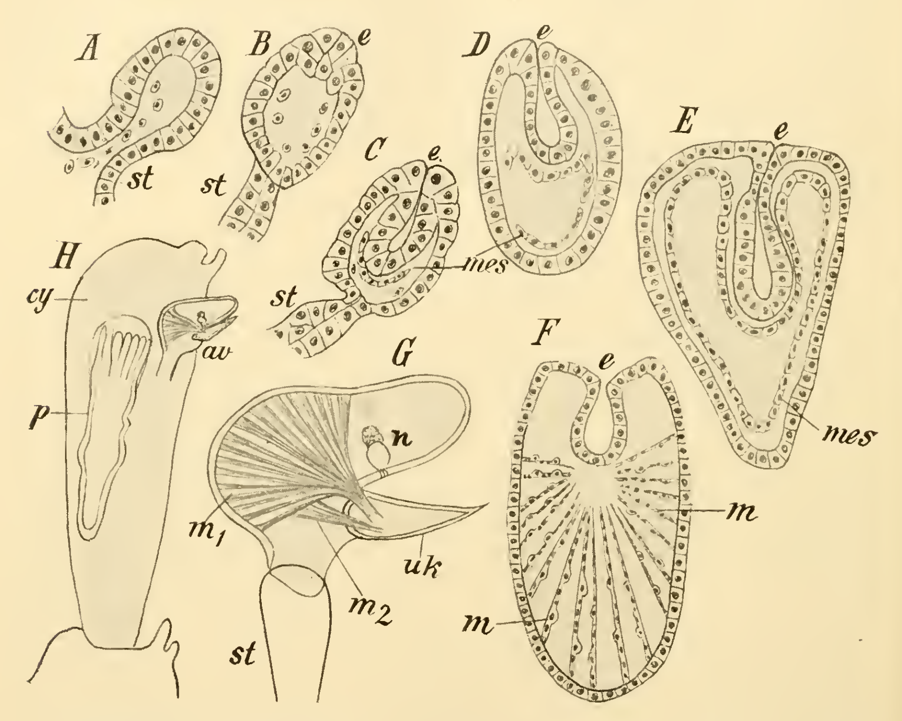


Fig. 472. Die Entwicklung der Avicularien bei Bugula avicularia. (Nach LADEWIG, 1900.)

A die Avicularienknospe, *B* Ectodermverdickung (*e*) an der Spitze, *C* und *D* Einstülpung des Ectoderms (bei *e*), *E* und *F* ältere Stadien, *G* und *H* ausgebildete Avicularien, in *H* am Zooecium (Cystid mit Polypid und Avicularie *av*), *cy* Cystid, *e* Einstülpungsstelle, *mes* Mesoderm, *m*, m_1 u. m_2 Muskeln, *n* nervöses Organ (Fühlknopf) der Avicularie *p* Polypid, *st* Stiel der Avicularie, *uk* „Unterkiefer".

Avicularien noch als Zoöcien erscheinen und auch am oberen Ende ihres Cystids noch Knospen hervorbringen können (Fl. foliacea), während diese Fähigkeit wie diejenige zur Ausbildung des Polypids bei anderen Chilostomen allmählich schwindet und dann schliesslich die typische Avicularienform (Fig. 472 *G* u. *H*) zu Stande kommt.

Die **Vibracularien** sind in ihrem ganzen Bau den Avicularien sehr ähnlich und offenbar dadurch aus ihnen hervorgegangen, dass sich der „Unterkiefer" bedeutend verlängert und zu einer Art Geissel ausgezogen hat, an deren Basis sich ebenfalls die beiden Muskeln an-

setzen (Fig. 473 *A* u. *B*). Hinsichtlich der morphologischen Herleitung dieser Gebilde gilt also das Gleiche wie für die Avicularien.

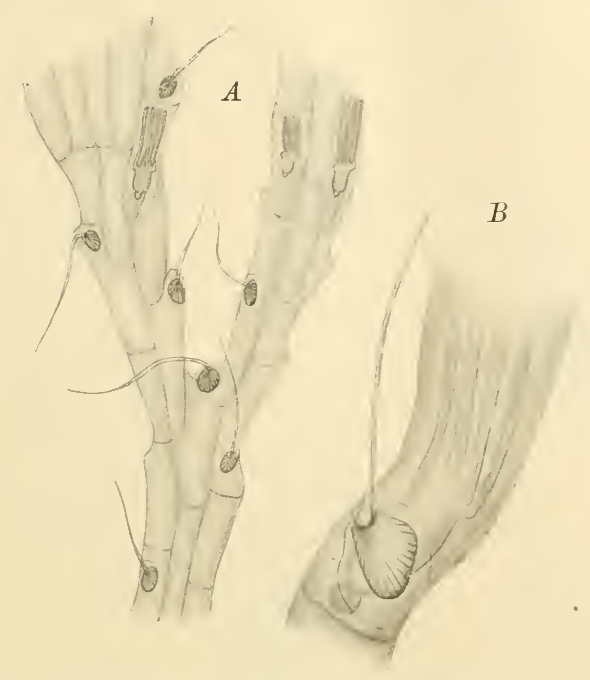


Fig. 473. *A* Zweig von Scrupocellaria scruposa mit einigen Polypiden und Vibracularien, *B* Stück des Zweiges mit Polypid und Vibracularium (stärker vergrößert). (Nach einem Präparat von E. Herwig.)

B. Oöcien, Ovicellen.

Die Gonöcien, Oöcien, Ovicellen u. s. f. sind ebenfalls modificirte Zoöcien oder doch Theile von solchen. Die Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung dieser der Erzeugung der Eier oder der Brutpflege gewidmeten Individuen ist eine sehr grosse.

Als Gonozoöcien oder Gonöcien bezeichnet man am besten diejenigen Zoöcien, in welchen die Eier (und Embryonen) nicht nur gepflegt werden, sondern auch entstehen. Das darf man wohl dann annehmen, wenn das betreffende Individuum eines der ersten ist, die sich überhaupt an der jungen Colonie bilden. Bei Lichenopora pflegt das fertile Zooecium bereits das zweite (seltener das dritte) Individuum des Stockes zu sein (Fig. 475 *A*) und die Eier lassen sich in ihm bereits nachweisen, wenn die Colonie erst aus den 3 Zoöcien besteht (Harmer, 1897).

Im Allgemeinen scheinen die Beziehungen der Eier zu den Oöcien, in denen sie zur Entwicklung gelangen, sehr lose zu sein, und selbst dann, wenn sie dem betreffenden Zooecium in einem verhältnissmässig frühen Zustand seiner Ausbildung angehören, brauchen sie nicht eigentlich in ihm entstanden zu sein. An den wachsenden Zweigspitzen von Crisia, einer anderen cyclostomen Bryozoe, sind die von dem betreffenden Individuum producirten Eier schon vorhanden, ehe noch

das Individuum, welches sie aufnehmen wird, ausgebildet ist. Erst indem ein solches Ei mit dem knospenden Individuum in Verbindung tritt, wird dies zum Gonozooecium (HARMER, 1893, ROBERTSON, 1903). Dementsprechend befindet sich denn auch das die junge Eizelle enthaltende Gonozooecium, Ovicelle nennt man es hier, noch auf einer sehr niederen Entwicklungsstufe (Fig. 474 *A*). Wenn die Entwicklung dann fortschreitet, erweist sie sich als die eines mit Darmanlage, Oeffnung, Tentakelscheide u. s. w. versehenen Polypids (Fig. 474 *B*), wie wir es früher von anderen Bryozoen kennen lernten (Fig. 452 u. 453, p. 636). Die Ovicelle hat also zunächst ganz den Character eines Zooeciums, freilich giebt sie diesen bald auf, indem die hauptsächlichsten Theile des Polypids sich nicht weiter entwickeln, sondern vielmehr zur Rückbildung gelangen, während das Cystid der Ovicelle an Umfang zunimmt. Dabei erlangt sie die



Fig. 474. Entwicklung der Ovicelle von Crisia eburnea (*A*) und C. ramosa (*B*—*E*). (Nach S. F. HARMER, 1893.)

A Längsschnitt einer sehr jungen, *B* einer etwas älteren Ovicelle, *C*—*E* Zweigenden mit Zoöcien, deren Aufeinanderfolge durch die Zahlen *1*—*8* angegeben ist, und mit der heranwachsenden Ovicelle (Zooecium No. 4).

ap Polypid-Oeffnung, *cy* Cystenwand, *ect* und *cy* Ectocyste (verkalkt), *f* Follikel um das Ei (*ov*), *ts* Tentakelscheide.

von den umgebenden Zoöcien abweichende Trichterform und geht dann in eine für ihre Aufgabe besonders geeignete aufgetriebene Gestalt über (Fig. 474 *C*—*E*). In ihr finden sich bei Crisia, wie bei anderen Cyclostomen, der in Entwicklung begriffene Embryo und die aus ihm hervorgehenden Larven, von deren Entstehung schon früher die Rede war (Fig. 462, p. 648). Theile der umgebildeten Polypidknospe tragen (als „brauner Körper", Embryophor u. s. f.) offenbar zur Ernährung der Embryonen bei (Fig. 462 *C* u. 475 *E*).

Unter Umständen erlangt das Ooecium einen noch weit beträchtlicheren Umfang; so ist es z. B. bei Lichenopora verrucaria, bei welcher cyclostomen Ectoprocte, wie schon erwähnt, das fertile Individuum gewöhnlich aus der ersten Knospe des Primärzooeciums entsteht (Fig. 475 *A*—*C*). Zur Ausgestaltung der hier ganz besonders umfangreichen Ovicelle werden nach der von HARMER gegebenen

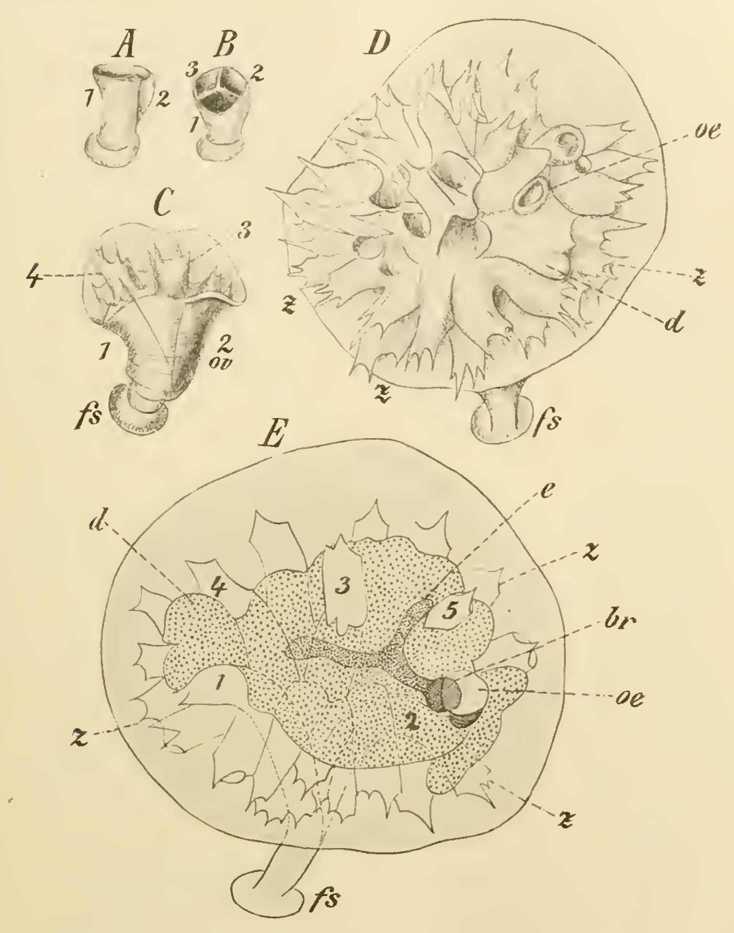


Fig. 475. Bildung der Ovicelle in der Colonie von Lichenopora verrucaria. (Nach HARMER, 1897.)

A u. *B* ganz junge aus 3 Zoöcien, *C* aus 4 Zoöcien (*1*—*4*) bestehende junge Colonie, *D* und *E* etwas ältere Colonien.

br brauner Körper (Embryophor *e*), *d* Dach der Ovicelle (*ov*), *fs* Fussscheibe der Colonie, *oe* Oeffnung der Ovicelle (*ov*), *z* Zoöcien.

Darstellung augenscheinlich noch weitere Partien der heranwachsenden Colonie in Anspruch genommen, indem sich die Ovicelle zwischen den Zoöcien ausbreitet und deren Interstitialräume verdrängt, bezw. in sich aufnimmt, was durch Auflösung der zwischen den Zoöcien vorhandenen Septen geschieht (Fig. 475 *D* u. *E*). So geht das fertile Individuum allmählich in die höchst ausgedehnte Ovicelle über und der Embryo entwickelt sich weiter in dieser, d. h. er lässt in der

früher besprochenen Weise die „secundären Embryonen“ und Larven aus sich hervorgehen (p. 647). Ein umfangreicher Embryophor und brauner Körper ist in der Ovicelle vorhanden und diese hat ihre vollständige Ausbildung durch eine Kalklamelle erhalten, die sich als Dach über sie ausbreitete; eine daran befindliche Oeffnung gestattet den reifen Larven den Austritt (Fig. 475 *D* u. *E*).

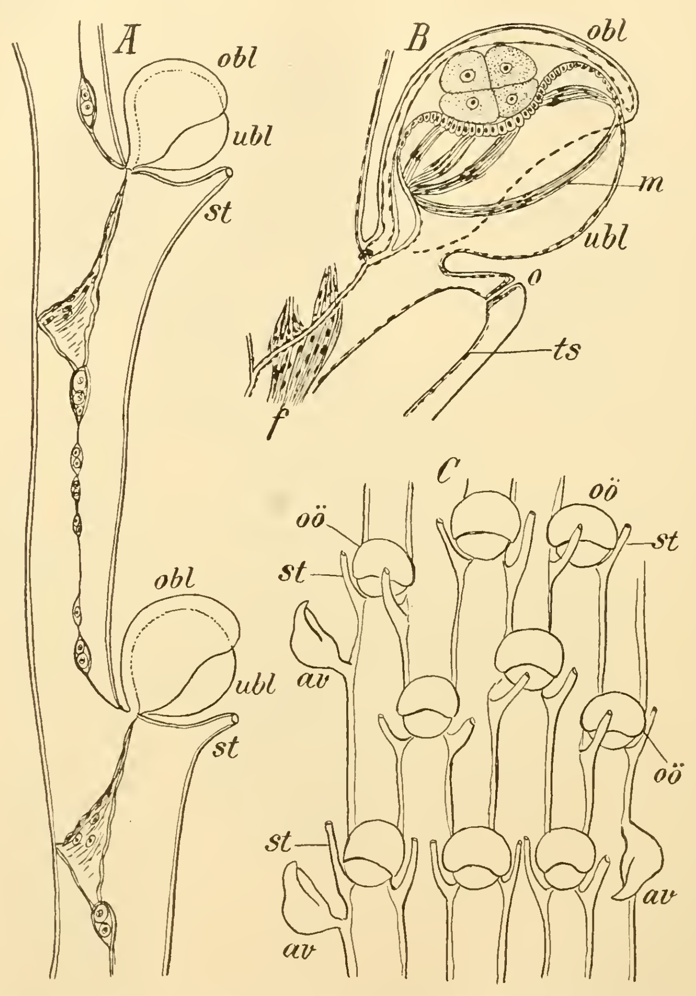


Fig. 476. Bugula Sabatieri. *A* Zwei Oöcien an den zugehörigen Zoöcien, *B* Ooecium im optischen Schnitt, *C* Theil des Stockes mit einer Anzahl Zoöcien, den zugehörigen Oöcien und einigen Avicularien. (Nach CALVET, 1900.)

av Avicularien, *f* Funiculus, *m* Muskeln, *o* Oeffnung des Zoeociums, *obl* obere Blase des Ooeciums (*oö*), *st* Stacheln, *ts* Tentakelscheide, *ubl* untere Blase des Ooeciums.

Wenn vorher die grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Oöcien hervorgehoben wurde, so betrifft dies ausser den schon für einige Cyclostomen besprochenen Verhältnissen besonders diejenigen der Chilostomen. Bei ihnen können die ebenfalls als umgewandelte Zoöcien anzusehenden Oöcien als besondere Kammern, in denen die

Embryonalentwicklung verläuft, dem oberen Ende eines Zooeciums ansitzen. Diese schon aus den älteren Untersuchungen von HINCKS, NITSCHE, JULLIEN, VIGELIUS, PROUHO bekannten und neuerdings besonders von CALVET und LEVINSEN eingehender studirten Gebilde entstehen als kleine knospenförmige Anschwellungen am oberen Ende des Cystids und erlangen bei Bicellaria und Bugula, an welche Formen wir uns zunächst (nach den Angaben von NITSCHE, VIGELIUS, CALVET und LEVINSEN) halten wollen, einen recht complicirten Bau. Von ihm soll hier nur erwähnt werden, dass die Ovicelle bei den erwähnten und anderen Chilostomen aus einer unteren und einer oberen, jene helmförmig überdeckenden Blase besteht (Fig. 476 *A*—*C*), worin Vorrichtungen für die Aufbewahrung des Eis und des sich zur Larve entwickelnden Embryos getroffen sind (Fig. 476 *B*). Bezüglich der in der Ovicelle vorhandenen Epithellamellen und Muskelzüge, die sich der besonderen Function angepasst haben, sei auf die hier beigegebene Fig. 476 *B* CALVET's hingewiesen.

Das Ei wird nicht in der Ovicelle, sondern in dem darunter liegenden Geschlechtsindividuum, aus dem auch sie durch Knospung entstand, hervorgebracht, muss also in die Ovicelle übergeführt werden. Es ist eine Streitfrage zwischen den Autoren, ob dies durch eine zwischen Ovicelle und Zooecium vorhandene Oeffnung geschieht, ob eine solche Communication überhaupt vorhanden ist (Fig. 476 *B* nach CALVET) oder ob der Weg des Eis nicht vielmehr durch die Oeffnung in der Leibeswand (wie durch die Polypidöffnung) nach aussen und von da erst wieder in das Ooecium hineinführt. Das erstere kann augenscheinlich auch bei einigen Chilostomen (Catenaria, Hippothoa) der Fall sein, im Allgemeinen aber scheinen bei ihnen die Eier durch die Oeffnung des Zooeciums aus- und in die des Ooeciums übergeführt zu werden, was durch die geeignete Lage des letzteren zur Zoöcienöffnung ermöglicht wird (LEVINSEN). Ueberhaupt wird der Bau des Ooeciums und die Art seiner Verbindung mit dem keimerzeugenden Zooecium dabei eine wichtige Rolle spielen. Zuweilen ist die Entfernung zwischen der Zoöcienöffnung und dem Ooecium eine ziemlich beträchtliche, so dass die Ueberführung des Eis auch mit Hilfe des Operculums recht schwierig erscheint, doch kann diese Frage hier nicht näher discutirt werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf die genannten Autoren (CALVET, VIGELIUS, LEVINSEN u. A.) verwiesen.

Unter Umständen erfolgt die Bildung der Ovicelle ins Innere, so bei Flustra, durch Einstülpung der Cystidwand, wobei die auf diese Weise entstehende Blase tief in die Leibeshöhle des über dem Geschlechtsthier sitzenden Zooeciums eindringt und sie dadurch stark verkleinert (VIGELIUS). Diese Art Brutkapseln („cavités d'incubation", „cavité incubatrice" der französischen Autoren, PROUHO, CALVET) bezeichnet LEVINSEN gegenüber jenen vorerwähnten hyperstomialen als endozoöciale Oöcien, wie er überhaupt nicht weniger als acht verschiedene Formen unterscheidet, nämlich ausser den genannten noch epistomiale, peristomiale, mesotoichale, endotoichale, bivalvuläre und acanthostegale Oöcien [1]). Auf die zweifellos recht interessanten

1) In einem kürzlich erschienenen und uns erst während der Drucklegung dieser Lieferung unseres Lehrbuchs zu Gesicht gekommenen, von zahlreichen Tafeln begleiteten Werk über die Morphologie und Systematik der chilostomen Bryozoen (Kopenhagen 1909) geht LEVINSEN ausführlich auch auf die verschiedenen Oöcienformen ein, seine früheren Mittheilungen hierüber ergänzend und erweiternd.

Fragen, welche sich bei der Ableitung und Umbildung der einzelnen Formen, wie in ihren Beziehungen zu einander und zu den typischen Zoöcien ergeben (Vigelius, Prouho, Calvet, Levinsen u. A.) kann hier ebenfalls nicht eingegangen werden, doch ist hervorzuheben, dass die Oöcien häufig eine starke Vereinfachung erfahren. Diese geht oft so weit, dass es zweifelhaft erscheint, ob man in der Brustkapsel ein eigenes, durch Knospung entstandenes Individuum oder nicht vielmehr eine blosse Differenzirung des Zooeciums vor sich hat, welches auch die Eier in sich erzeugt. Zuweilen scheint es, als ob einfach der obere Theil eines Zooeciums zur Brutkammer umgewandelt werden könne, indem die Tentakelscheide oder eine andere Region des Zooeciums den Embryo aufnimmt, und dann ebenfalls eine Rückbildung des Polypids stattfindet. Dass es sich dabei um Modificationen einzelner Partien des Geschlechtsthiers handeln kann, ist insofern wahrscheinlich, als dieses in manchen Fällen, so bei Cylindroecium dilatatum (nach Prouho, 1892) die Eier im oberen Theil seiner eigenen Leibeshöhle zur Entwicklung bringt, ohne dass am Polypid eine Veränderung eintritt. Bei anderen Ctenostomiden (Alcyonidium) scheint an der Leibeswand zwischen dem Tentakelkranz eine besondere Vorrichtung getroffen zu sein, vermöge welcher sich die Eier aussen festheften, um sich hier zu entwickeln und abzulösen, wenn sie die nöthige Reife erlangt haben. Zur Ausbildung besonderer Oöcien scheint überhaupt bei den Ctenostomen keine Neigung zu bestehen.

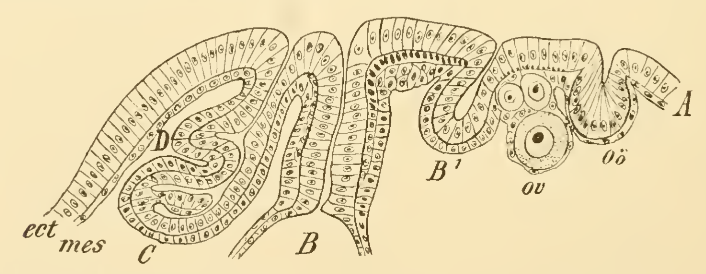
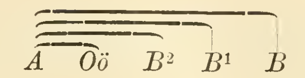


Fig. 477. Medianschnitt durch die Knospenregion eines Zweiges von Plumatella fungosa. (Nach F. Braem, 1897.)

A bezeichnet die Stellung des weiter nach rechts gelegenen Individuums, von welchem die Knospen *B*, B^1 ausgingen. *B* erstes Tochterpolypid, von dem nur die Oeffnung dargestellt ist, B^1 zweite Tochterknospe, *C* und *D* Enkel- und Urenkelknospe, *Oö* Ooecium, *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm, *ov* Ovarium.

Das letztere Verhalten führt zu den Phylactolämen hinüber, bei denen man ebenfalls zweifelhaft gewesen ist, ob man ihre Brutbehälter als modificirte, durch Knospung entstandene Individuen oder nur als specialisirte Partien der Leibeswand des Geschlechtsthiers ansehen soll. Die Entstehungsweise der Oöcien dürfte eher für die erstere Auffassung sprechen, die auch von Braem (1897) vertreten wird. Das Ooecium bildet sich nach Art einer Knospe als zweiblättrige Einstülpung der Körperwand und fügt sich auch in den früher erläuterten Knospencyclus ein (Fig. 477 u. 478). Wenn von einem Individuum *A* die Knospe *B* ausgegangen ist, so wurde darauf eine jüngere Knospe B^1 (vielleicht auch noch B^2) und dann die Oöcienknospe folgen, nach der früheren Formel (nach Braem, vgl. oben p. 654):



Irgend welchen Anlauf zur Ausbildung eines Polypids scheint die Oöcienknospe freilich nie zu nehmen, sondern sie bleibt auf der Stufe des zweischichtigen Brutsacks stehen, der sich nur, den Bedürfnissen des darin zur Entwicklung gelangenden Embryos entsprechend, durch Auswachsen und Differenzirung seiner Zellen modificirt. Uebrigens steht das Ooecium in engster Lagebeziehung zum Ovarium, welches seinerseits aus dem mesodermalen Epithel dieser bildungsfähigen Zone der Leibeswand in directer Verbindung mit den sich hier entwickelnden Knospen hervorgeht (Fig. 478 *A* u. *B*).

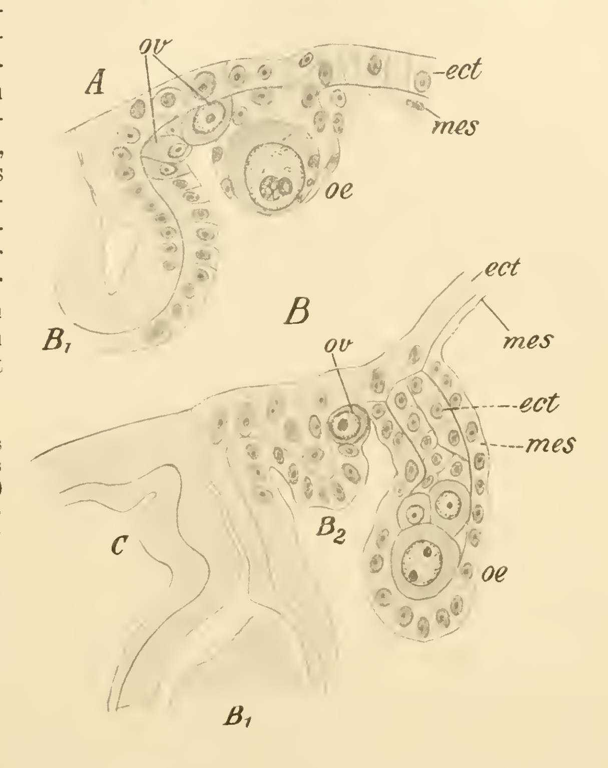


Fig. 478. *A* junges Ooecium (*oe*) mit Ei, links daneben einige Oocyten (*ov*) und die Knospe B_1; *B* etwas älteres Ooecium mit dreizelligem Furchungsstadium, links daneben eine Oocyte (*ov*) an der jungen Knospe B_2, weiter nach links die ältere Knospe B_1 und die Knospenanlage *C*. (Nach Braem, 1908.)
ect Ectoderm, *mes* Mesoderm.

Die Vorstellung, wie die Eier bei dem hier geschilderten Verhalten in die Höhlung des Ooeciums hinein gelangen sollen, erscheint zunächst etwas schwierig (Fig. 477), doch ist der Vorgang wohl so zu denken, dass durch die in Verbindung mit der Ausbildung des Ooeciums selbst, sowie der umliegenden Knospen stattfindenden Wachsthumsprocesse, das genügend herangereifte Ei an das Ooecium heran und schliesslich durch die Zellenwand in sein Inneres hinein gedrängt wird (Braem, Fig. 477 u. 478). Wahrscheinlich findet dabei ein ganz allmähliches Auseinanderweichen und eine Lageverschiebung der Zellen in dem Sinne statt, dass sie das hineinrückende Ei eng umschliessen (Fig. 478), wenn nicht überhaupt schon das in Entwicklung begriffene Ooecium von Anfang an mit der Eizelle in Berührung steht und deren Umwachsen durch die Zellen der Oöcienwand dadurch von selbst gegeben ist. In die Höhlung des Ooeciums gelangt, macht es hier alsbald seine Furchung und weitere Entwicklung durch (Fig. 478). Wenn die Oöcien der Phylactolämen wirklich als umgewandelte Zoöcien aufzufassen sind, so ist ihre Rückbildung eine so weit gehende, dass

in ihrer Morphologie kaum noch etwas für die Zoöciennatur spricht und diese höchstens aus der Art ihrer Entwicklung zu entnehmen ist.

5. Stolonenknospung, Fragmentation, Dauerknospen.

Nicht immer entstehen die Knospen, wie in den bisher betrachteten Fällen, in enger Verbindung mit den Individuen des Stockes, also ganz direct an diesem, sondern vielen Bryozoen kommt die Fähigkeit zu, Ausläufer (Stolonen) zu bilden, an denen dann die Knospen auftreten. Das ist also eine ähnliche Einrichtung, wie wir sie bei einer Reihe von Cölenteraten antrafen (p. 567 u. 574). Die Stolonen-

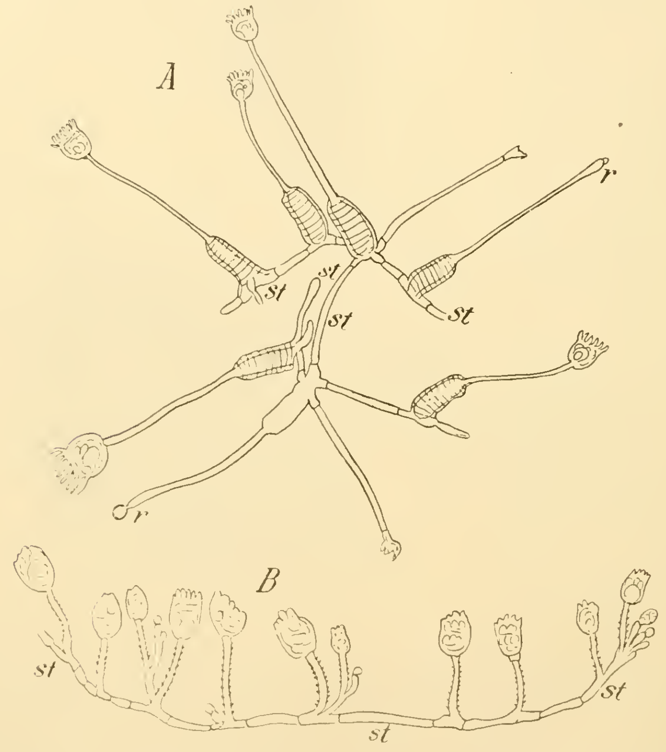


Fig. 479. Theil des Stockes mit Stolo (*st*) und davon ausgehenden Zoöcien oder deren Knospen *A* von *Pedicellina echinata*, *B* von *Ascopodaria*. In *A* bei *r* zwei Träger mit Regenerationsknospen. (Nach Ehlers, 1890.)

knospung kommt häufig bei den Entoprocten vor (*Pedicellina*, *Urnatella*, *Ascopodaria* u. A.), findet sich aber auch nicht selten bei den Ectoprocten, so unter den Ctenostomen besonders bei den *Stolonifera* (*Vesicularidae*), aber auch bei den Chilostomen (den sog. Stolonaten, *Aetea*, *Eucratea*, *Pasithea* etc.) und Cyclostomen (z. B. bei *Phalangella*, nach Barrois und Ostroumoff).

Die Bildung der Stolonen vollzieht sich so wie diejenige der Knospen. Beachten wir zunächst die betreffenden Verhältnisse bei den Entoprocten, so entspricht das bereits früher für die Entstehung

der Knospen von Pedicellina und Urnatella Mitgetheilte den Vorgängen bei der Stolobildung oder gilt sogar für diese (Fig. 459 *A* u. *F*, p. 644). Während die direct zum Zooecium werdende Knospe jedoch diese Umwandlung bald erfährt, wächst die Stolonenknospe zu einem längeren oder auch nur kürzeren Schlauch aus, an dem sich neue Individuen bilden. Diese können in ihrer Ausbildung sehr unvollständig bleiben und, indem sie durch Scheidewände gegen einander abgesetzt sind, blosse Glieder des Rhizoms oder Stammes darstellen, wie dies schon früher für manche Entoprocten und die Stolonifera unter den Ectoprocten erwähnt wurde (p. 660, Fig. 471). Von den Stolonen aus würden dann neue vollständige Zoöcien gebildet, welcher Vorgang sich bei den einzelnen Arten in bestimmter, hier nicht näher zu erörternder Weise vollzieht (Fig. 479 *A* u. *B*, Ehlers, Davenport, Seeliger, Hincks, Nitsche, Barrois, Prouho, Ostroumoff, Kraepelin, Calvet u. A.). Wie die unvollständigen Individuen (Zoide) des Stockes durch Scheidewände von einander abgegrenzt sind (Fig. 479 u. 480), so pflegt dies auch bei den vom Stolo ausgehenden Zoöcien gegen letzteren der Fall zu sein (Fig. 480). Wenn die Zoöcien selbst wie bei Cylindroecium sich bedeutend strecken

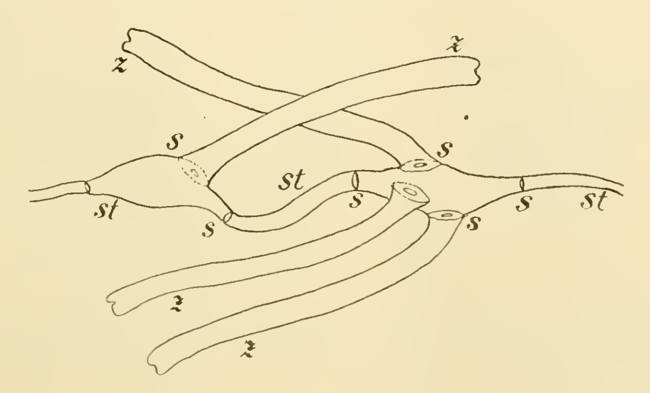


Fig. 480. Stück des gegliederten Stolo (*st*) mit einigen davon ausgehenden Zoöcien (*z*) von Cylindroecium. (Nach Calvet, 1900.)
s die Scheidewände der Stologlieder, sowie zwischen letzteren und den (lang schlauchförmigen) Zoöcien.

und fast schlauchförmig auswachsen, geben sie einen Hinweis auf die Entstehung der lang ausgedehnten Zoide in Stamm und Rhizom mancher Arten. Die Stolonen können den Gliedern des Stockes ähnlich, aber als lange dünne Fäden auch recht verschieden von ihnen sein (Fig. 479 *A*).

Es scheint, dass in Verbindung mit der Stolonenbildung auch bei den Bryozoen in ähnlicher Weise, wie wir es für die Cölenteraten kennen lernten (p. 572 ff.), eine Ablösung der noch auf sehr niederem Ausbildungszustand befindlichen Knospen erfolgen kann, die dann nach Fixirung auf einer Unterlage zur Ausbildung eines neuen Stockes Veranlassung geben. So konnte Davenport durch seine Beobachtungen an Urnatella diese schon von Leidy gehegte Vermuthung zu grösserer Wahrscheinlichkeit erheben. Danach würden sich junge Stoloanlagen von geringer Grösse und niederem Ausbildungszustand etwa wie die in Fig. 481 *A* abgebildete vom Stock

loslösen, um sich alsbald wieder festzusetzen und Knospen zu treiben, so dass dadurch der Ausgangspunkt für die Entstehung einer neuen Colonie gegeben ist (Fig. 481 *B*). Von den ebenfalls zur Ablösung gelangenden Knospen des Loxosoma unterscheidet sich der Vorgang dadurch, dass dort die Knospen einer nicht eigentlich stockbildenden Form im ausgebildeten Zustand abgelöst werden (Fig. 464, p. 652), während sich hier recht wenig entwickelte Theile des Stockes von diesem freimachen.

Aehnliche Einrichtungen, bei welchen es sich jedoch um die Schaffung von Dauerzuständen handelt, sind bei den Gymnolämen des Süsswassers getroffen, denen die Statoblasten der Phylactolämen fehlen. Bei Victorella sind es Knospen, welche, wie die gewöhnlichen Knospen, als kolbenförmige Anschwellungen an den Stolonen entstehen (Fig. 482 *A* u. *B*), sich aber nicht weiter entwickeln, sondern von einer festen chitinösen Kapsel umschlossen werden, in welchem Zustand sie als sogenannte **Winterknospen** (**Hibernacula**) überdauern, um im Frühjahr daraus hervorzukriechen und ein neues Stöckchen aus sich entstehen zu lassen (Fig. 482 *C*, Kraepelin).

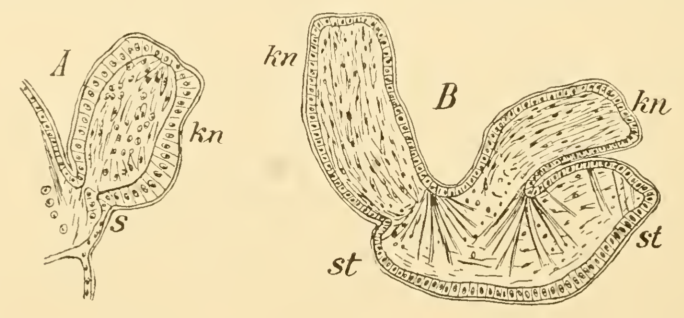


Fig. 481. *A* Stolonenknospe (*kn*) am Stock, *B* junges Stöckchen mit zwei vom Stolo (*st*) ausgehenden Knospen (*kn*) von Urnatella gracilis. (Nach Davenport, 1893.) *s* Scheidewand zwischen Stolonenknospe und Stock, aussen ectodermales Epithel, innen Mesodermgewebe.

Bei Paludicella sind es ebenfalls modificirte, in der Entwicklung zurückbleibende Knospen des Stockes von keulenförmiger Gestalt, welche gegen den Herbst hin an diesem auftreten. Ihre feste Hülle wird noch durch Kalkeinlagerung verstärkt, so dass sie gut geschützt den Winter zu überdauern vermögen, um dann ebenfalls zu günstiger Jahreszeit ihre weitere Entwicklung durchzumachen (P. J. van Beneden, Kraepelin).

Um Dauerzustände, freilich anderer Art, handelt es sich auch bei den von Wesenberg-Lund für Lophopus beschriebenen Gebilden und wenn diese zwar (wie der letztgenannte Fall) mit der Stolonenknospung nichts zu thun haben, so werden sie doch am besten hier angefügt. Es sind kugelige Körper, die aus einer farblosen mehrschichtigen Zellenhülle und aus einer roth gefärbten Innenmasse bestehen. Letztere erinnert an den bei der Degeneration der Polypide auftretenden braunen Körper (vgl. p. 664 u. 688), so dass man bei diesen eigenartigen Gebilden ebenfalls an modificirte, vielleicht von der Cystidhülle umgebene Polypide gedacht hat, die in der schleimartigen Masse der alten Colonie überwintern und befähigt sind, ähn-

lich den Winterknospen und Statoblasten, mit dem Eintritt der günstigen Jahreszeit zu neuen Zoöcien und Colonien auszuwachsen.

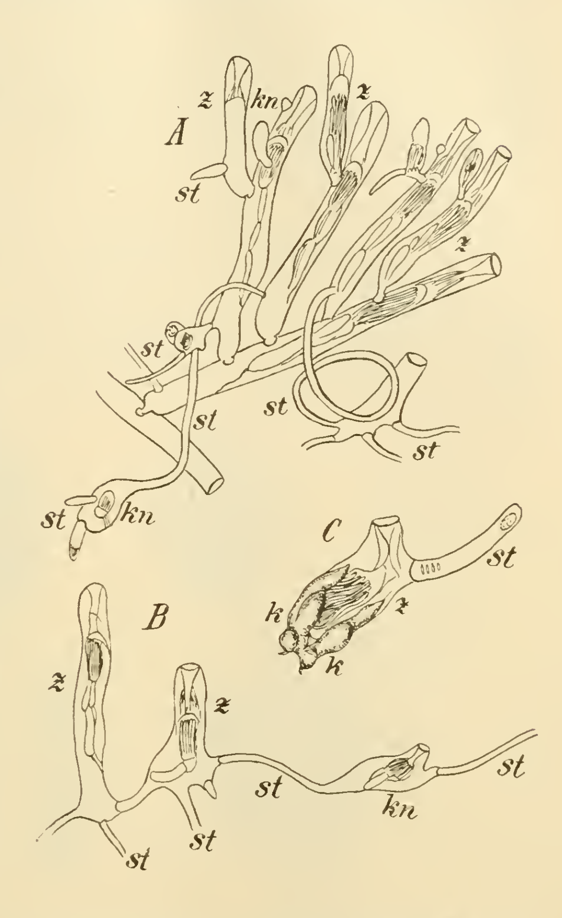


Fig. 482. *A* Stück einer Colonie mit Zoöcien (*z*), Stolonen (*st*), Knospen von solchen (*kn*) und Zoöcien, *B* Stück eines Stolo mit davon ausgehenden Zoöcien, *C* Winterknospe, deren Kapsel (*k*) geplatzt ist und aus welcher sich ein Individuum (*z*) mit Stolonenfortsatz (*st*) entwickelt hat. (Nach KRAEPELIN, 1887.)

Schliesslich darf im Zusammenhang mit diesen Erscheinungen die Fähigkeit mancher Bryozoencolonien erwähnt werden, Theile von sich abzuschnüren und auf diese Weise ebenfalls zur Bildung neuer Stöckchen Veranlassung zu geben. Ein Beispiel dafür bietet C r i s t a t e l l a, an deren bandförmigen Colonien lappenförmige Ausbuchtungen, sowie tief gehende Einschnürungen die Abtrennung von Theilen des Stockes bewirken, die für sich weiter leben können. Dieser Vorgang scheint zeitweise zu einer besonders starken Vermehrung der Colonien zu führen (BRAEM, 1890; WESENBERG-LUND, 1896). Er erinnert, wie die weiter oben beschriebenen Erscheinungen, in gewisser Weise an die Fragmentation bei verschiedenen Cölenteraten.

6. Statoblasten.

An die zuletzt besprochene Erscheinung der Bildung von Dauerknospen, welche die Fortpflanzung des Stockes übernehmen, schliesst sich ungezwungen die Erzeugung der höchst eigenartigen „Keimkörner“ an, welche schon den älteren Autoren, die sich mit den Bryozoen beschäftigten, auffielen (TREMBLEY, 1744; RÉAUMUR, 1748; RÖSEL, 1754; MEYEN, 1834) und welche von ALLMAN (1856) als Statoblasten bezeichnet wurden. Er sah diese Fortpflanzungskörper nicht wie die früheren Autoren als Eier an, sondern betrachtete sie ihrer grösseren Complication wegen als modificirte Knospen (Dauerknospen), welche Auffassung der noch jetzt herrschenden entspricht.

A. Gestalt und Verbreitung.

Die Statoblasten sind den Phylactolämen eigenthümlich und zeigen bei den einzelnen Gattungen recht verschiedene Formen, doch trifft wohl für sie alle zu, dass sie aus einer inneren voluminösen Zellenmasse bestehen, welche von einer festen, chitinösen Kapsel umschlossen wird. Diese besitzt meist eine linsenförmige, aber auch flach ellipsoidische oder bohnenförmige Gestalt und ist gewöhnlich braun gefärbt. Bei Fredericella ist sie eine glatte Schale ohne weitere Structureigenthümlichkeiten, während sonst ein sogenannter Schwimmring hinzukommt, d. h. ein System lufthaltiger Chitinkammern, welches den Rand des linsenförmigen Statoblasten umgiebt (Plumatella, Alcyonella, Lophopus). Die Kapsel selbst kann besonders structurirt, geschichtet und oberflächlich gefeldert sein; bei Pectinatella und Cristatella sind ausserdem radial abstehende, am freien Ende mit Widerhaken versehene, leicht gebogene Chitinstäbchen vor-

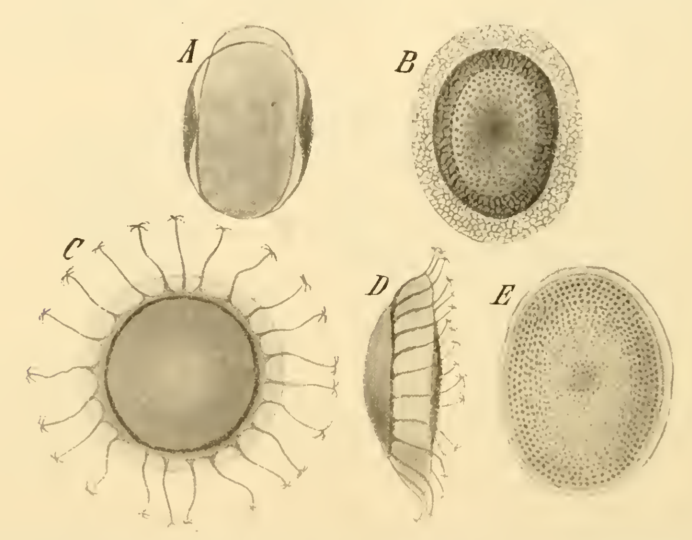


Fig. 483. Statoblasten, *A* Fredericella sultana, *B* Plumatella punctata, *C* u. *D* Cristatella mucedo, von unten und von der Seite, *E* sitzender Statoblast von Plumatella princeps. (Nach Kraepelin, 1887.)

handen (Fig. 483 *A*—*E* u. Fig. 487). Die linsenförmig gestalteten Statoblasten, wie sie sich bei Cristatella, Plumatella und anderen Gattungen finden, hat man mit zwei auf einander gelegten Uhrgläsern verglichen, da sie sich bei der Keimung thatsächlich in zwei solche Hälften spalten und auf diese Weise geöffnet werden (Fig. 489—492).

Derartig gestaltet liegen die am Funiculus entstandenen Statoblasten im Innern des Körpers, bis sie beim Absterben und Zerfallen der Colonie nach aussen gelangen. Durch ihre Kapsel gut geschützt, überdauern sie die Ungunst der kalten Jahreszeit, ja sie bedürfen sogar für gewöhnlich der länger währenden Einwirkung niederer Temperatur, um zur Entwicklung zu gelangen, was im Allgemeinen erst gegen das Frühjahr hin geschieht. Die an der Kapsel getroffenen Schwimmvorrichtungen gewährleisten eine weitere Verbreitung, welche

durch die zum Anheften an andere Gegenstände, Thiere etc. dienenden Widerhaken noch befördert wird. Neben den schwimmenden Statoblasten kommen übrigens bei denselben Formen, so bei Plumatella, auch solche vor, welche derartiger Vorrichtungen entbehren und dafür mit anderen Einrichtungen versehen sind, die sie an der Unterlage festhalten (sitzende Statoblasten). Da zwischen ihnen und den frei schwimmenden Statoblasten alle Uebergänge vorhanden sind, so ist für die Verbreitung der betreffenden Arten um so besser gesorgt (Kraepelin, Braem).

B. Entstehung und Entwicklung der Statoblasten.

Erstes Auftreten und Beziehung zum mütterlichen Körper.

Für die Auffassung der Statoblasten ist ihre Entstehung und die Beziehung zum mütterlichen Körper von grösster Bedeutung. Ihre Bildungsstätte ist der Funiculus, an dem sie perlschnurartig aufgereiht sind, wobei die ältesten in der Nähe des Magenblindsackes, die jüngsten gegen die Körperwand liegen, an welcher der Funiculus endigt (Fig. 455, p. 639). Der Funiculus ist zweischichtig, und es käme nun darauf an, ob beide Schichten zur Bildung des Statoblasten beitragen oder ob er nur aus einer Zelle einer der beiden Schichten hervorgeht. Im letzteren Fall könnte es sich um die parthenogenetische Entwicklung einer Eizelle handeln, welche Auffassung besonders entschieden von Verworn vertreten wurde. Eine gewisse Beziehung der Keimzellen zum Funiculus ist vorhanden, indem zwar nicht die Eier, aber immerhin die Spermatozoen aus Zellen des Funiculus hervorgehen. Gegenüber der Auffassung, welche die Statoblasten als „parthenogenetische Wintereier“ ansieht (Verworn, Rabito), hat sich doch immer wieder jene ältere Anschauung durchgesetzt, wonach ihnen der Character von Knospen zuzuschreiben ist, welche für den Dauerzustand in so eigenartiger Weise umgebildet sind (Allman, Kraepelin, Braem, Oka, Demade u. A.).

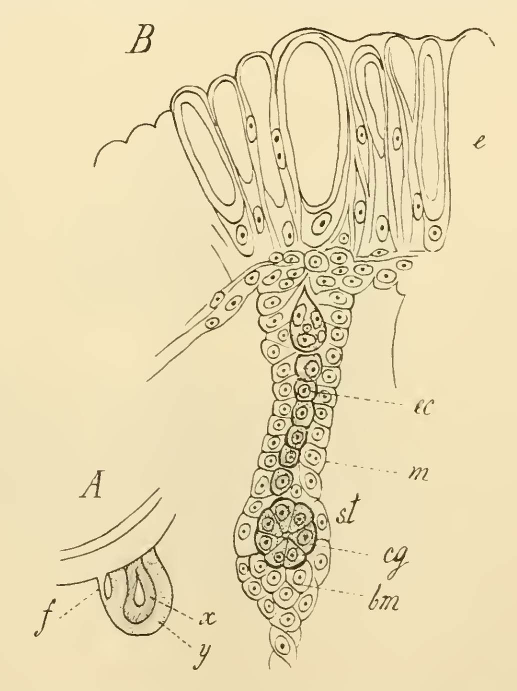


Fig. 484. *A* Junge Polypidknospe von Plumatella, aus der inneren (x) und äusseren Schicht (y) bestehend, mit der Anlage des Funiculus (f). *B* Längsschnitt durch den Funiculus von Cristatella. (Nach Braem, 1890.)

bm „Bildungsmasse“, *cg* „cystigene Blase“ der Statoblastenanlage (*st*), *e* Ectoderm. *ec* ectodermale Innenschicht des Funiculus, *m* mesodermale Aussenschicht des Funiculus.

Ueber die Zweischichtigkeit des Funiculus, welche ebenfalls für das Zustandekommen und die Auffassung der Statoblasten von Bedeutung ist, bestehen leider verschiedene Meinungen. Dass es der mesodermale Theil der Knospenanlage ist, an deren Hals sich der Funiculus strangartig abhebt, um mit dem Wachsthum der Knospe die Verbindung mit dem Ende des Blindsackes zu gewinnen, bezw. beizubehalten, kann kaum zweifelhaft sein (Fig. 484 u. 485 *A*) (Braem, Davenport, Oka); hinsichtlich der inneren Zellenlage ist man jedoch sowohl der Ansicht gewesen, dass sie vom Ectoderm oder aber vom Entoderm herrühre (Kraepelin), wenn man nicht die Zweischichtigkeit überhaupt in Abrede stellte. Die grössere Wahrscheinlichkeit schien uns schon bei der früher gegebenen Darstellung die von Braem vertretene Auffassung für sich zu haben, wonach durch Einwucherung vom Ectoderm her die zellige Axe des Funiculus gebildet wird (Fig. 484 *B* u. Fig. 485 *D*). Diese Auffassung wird in einer zunächst nur vorläufig mitgetheilten Untersuchung von Buddenbrock (1910) über die Entwicklung der Statoblasten bestätigt (Anmerkung bei der Correctur).

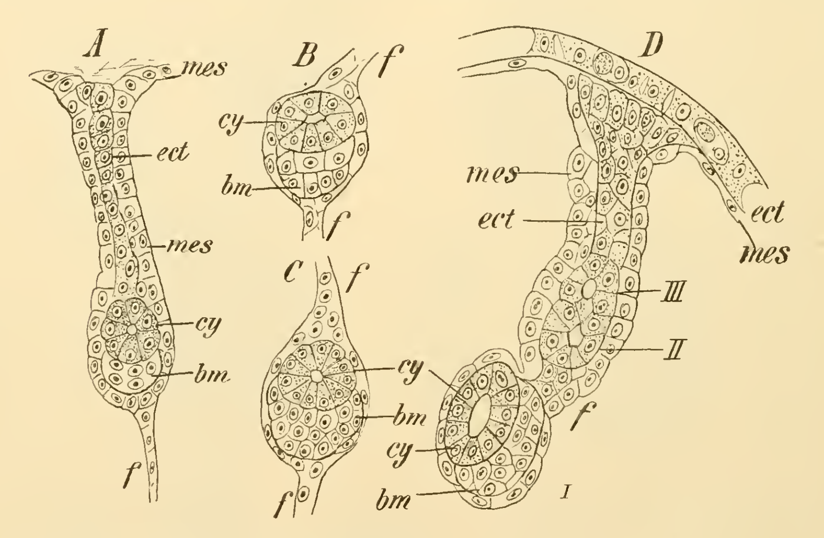


Fig. 485. Frühe Bildung des Statoblasten im Funiculus von Cristatella (*A*—*C*) und Plumatella (*D*). (Nach Braem, 1890.)
I, *II*, *III* 1., 2. und 3. Statoblastenanlage, *bm* die „Bildungsmasse", *cy* die „cystigene" Blase, *ect* Ectoderm, *f* Funiculus, *mes* Mesoderm.

Wir dürfen in dieser Beziehung, wie hinsichtlich der Bildung und Entwicklung der Statoblasten im Allgemeinen auf die bereits im Spec. Theil (p. 1220 ff.) gegebene Darstellung verweisen, können aber an dieser Stelle nicht völlig darauf verzichten, da es sich um eine ganz besondere, ungemein characteristische Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung handelt.

An dem gegen den Darm gerichteten Ende des inneren Zellenstranges kommt durch Sonderung einer, vielleicht von einer einzigen Zelle herrührenden Zellengruppe die erste Anlage des Statoblasten zu Stande (Fig. 484 *B*). Daneben erfolgt dann und zwar, wie ange-

geben wird, jetzt aus dem mesodermalen, also äusseren Theil des Funiculus, die Differenzirung einer weiteren Zellengruppe, die jener dicht anliegt (Fig. 484 *B*, *bm*). Entsprechend der späteren Lage des Statoblasten im Funiculus zeigen sich die beiden Zellgruppen bei den einzelnen Formen verschieden orientirt. Bei Cristatella liegen sie (in der Längsrichtung des Funiculus) hinter einander, bei Plumatella hingegen neben einander (Fig. 485 *A*—*C* u. *D*), wodurch die Beziehungen zu seinen beiden Zellschichten noch deutlicher hervortreten. Wie gesagt, entspricht dies der Lage des fertigen Statoblasten, der bei Cristatella quer, bei Plumatella längs zur Funiculusaxe gestellt ist (Fig. 486 u. 487, Fig. 455, p. 639).

Weitere Entwicklung des Statoblasten.

Von den beiden vorerwähnten Zellengruppen gewinnt die erstgenannte, ectodermale durch regelmässige Anordnung ihrer Zellen um einen Hohlraum die Beschaffenheit einer einschichtigen Blase (Fig. 485 *A*—*D*). Dies ist die sogenannte cystigene Hälfte der Statoblastenanlage, doch liefert sie nicht nur die Kapsel, vielmehr wird ihre untere Hälfte mit zur Ausbildung des wirklichen Statoblastenkeimes verwendet.

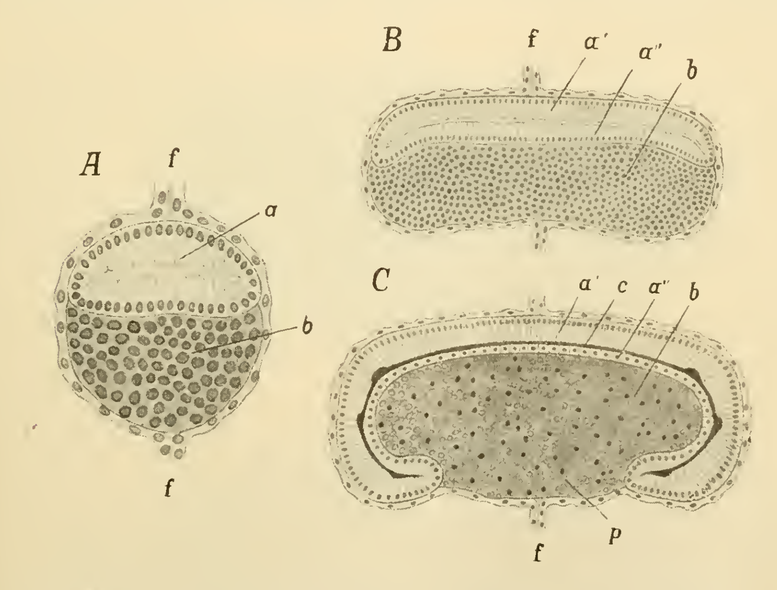


Fig. 486. Drei Entwicklungsstadien des Statoblasten von Cristatella. (Nach Verworn, 1887.)

a „cystigene“ Blase, *a'* u. *a''* deren äussere und innere Schicht, *b* die „Bildungsmasse“, *c* die cuticulare Abscheidung zur Bildung der Kapsel, *f* Funiculus, *p* die Stelle des bei der Umwachsung übrig bleibenden Porus.

Die ungeordnete untere, auf die äussere Zellenlage des Funiculus zurückgeführte Zellenmasse liefert die später mit Dotterkügelchen erfüllte Hauptbildungsmasse des Statoblasten (Nitsche, Reinhard, Kraepelin, Braem, Oka, Demade).

Mit der fortschreitenden Ausbildung des Statoblasten plattet sich die Blase ab, wobei sie sich bedeutend ausbreitet und allmählich die

Bildungsmasse umwächst (Fig. 486 *A—C*). Ehe die Umwachsung vollendet ist, beginnt die äussere Zellenschicht der „cystigenen Blase“ bereits die Schale abzuscheiden (Fig. 486 *C*). In dieser Schicht eintretende Differenzirungen in Form von Faltenbildung und Auseinanderweichen der Zellen führen zur Abscheidung des Schwimmringes und der Hakenstäbchen, wo derartige Vorrichtungen am Statoblasten vorhanden sind. Diese Vorgänge, welche von den oben genannten Autoren wiederholt und eingehend verfolgt wurden, ergeben sich der Haupt-

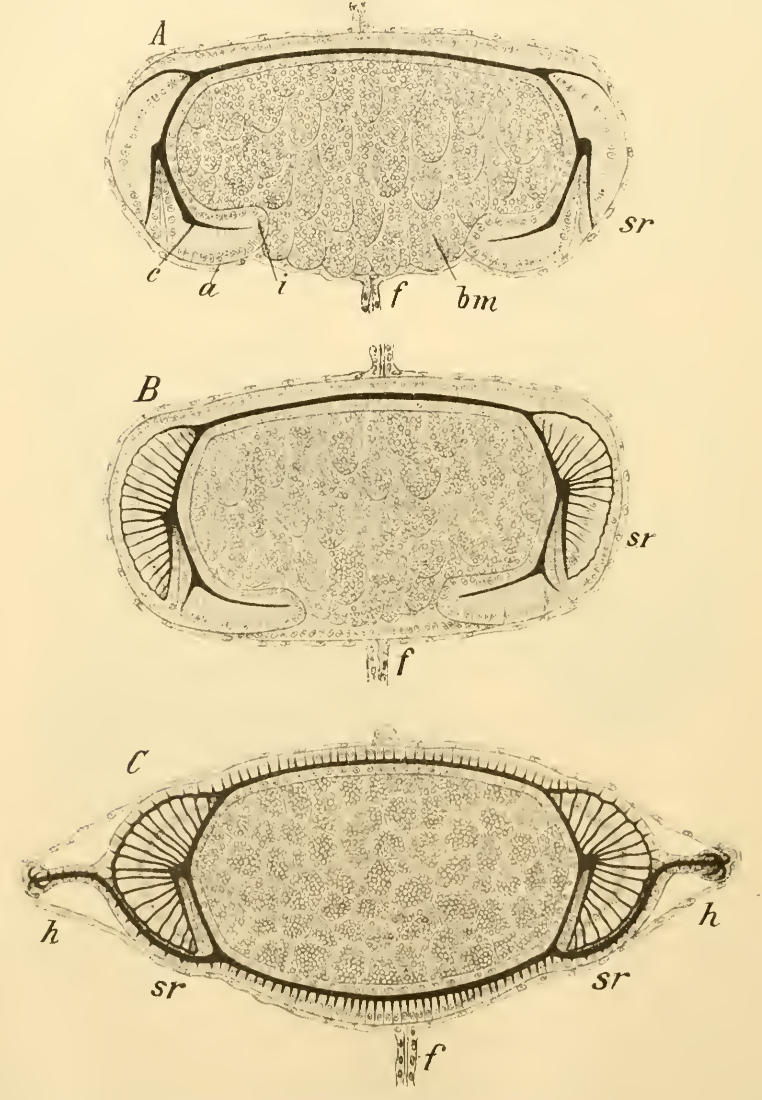


Fig. 487. Drei spätere Entwicklungsstadien des Statoblasten von Cristatella. (Nach Verworn, 1887.)

bm die „Bildungsmasse“, *a* äussere, *i* innere Lage der „cystigenen“ Blase, *c* die cuticulare Ausscheidung der Aussenschicht, *f* Funiculus und seine Fortsetzung in die Zellenschicht, welche die Statoblastenanlage umgiebt, *h* Hackenstäbchen, *sr* Schwimmring.

sache nach auch ohne nähere Erläuterung aus einer Betrachtung der Figuren 486—487 *A*—*C*. Die Umwachsung ist nunmehr weiter fortgeschritten, und im Zusammenhang damit schliesst sich die Kapsel an der unteren Fläche (Fig. 487 *B* u. *C*). Wegen der weiteren Ausbildung und Vervollständigung, welche der Statoblast erfährt, sowie hinsichtlich der für seine völlige Fertigstellung nöthigen Rückbildung der äusseren Zellenschichten sei auf die frühere Darstellung im Speciellen Theil, sowie auf diejenige von Verworn, Kraepelin, Braem, Oka und Demade verwiesen. Diese Vorgänge wurden auch bei den oben erwähnten, zunächst nur vorläufig mitgetheilten Untersuchungen von v. Buddenbrock (1910) eingehend verfolgt.

Entwicklung des Polypids im Statoblasten.

Am Statoblasten interessirt vor Allem sein zelliger Inhalt, der Keimkörper, welcher sich aus der stark dotterhaltigen „Bildungsmasse“ und der sie umhüllenden Epithelschicht zusammensetzt (Fig. 487 *C*). Dieser erfährt dann, wenn der Statoblast die schon erwähnte Ruheperiode durchgemacht hat und die Witterungsverhältnisse es gestatten, eine zur „Keimung“ führende Aenderung seiner Structur.

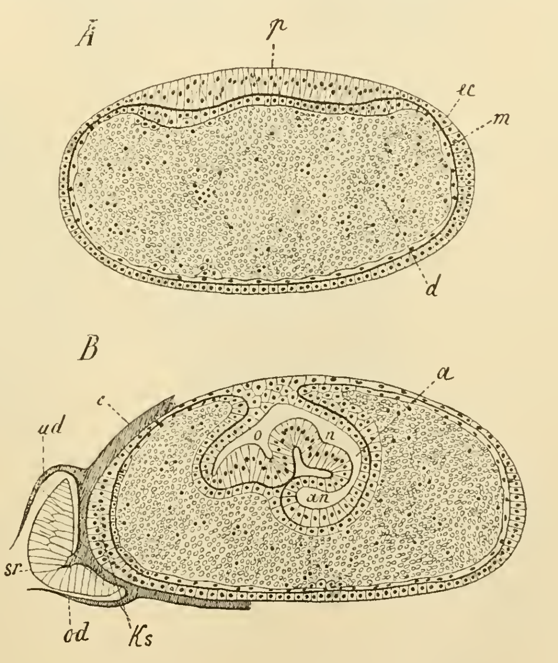


Fig. 488. Keimender Statoblast von Cristatella mucedo in einem frühen Stadium mit der „Keimscheibe“ (*A*) und einem späteren Zustand, in welchem diese bereits eingestülpt ist (*B*). (Nach Braem, 1890.)

Die eigentliche untere, mehr convexe Fläche ist nach oben gewendet.

a After, *an* Darmanlage, *c* cuticulare Schale, *d* Dottermasse mit Kernen, *ec* Ectoderm, *ks* Knospungszone, *m* Mesodermschicht, *n* Ganglieneinsenkung, *o* Oesophagusanlage, *od* obere Dornen der Kapsel, *p* Polypidanlage, *sr* Schwimmring, *ud* untere Dornen der Kapsel (Hakenstäbchen).

Die Epithelschicht wird stärker und tritt dadurch weit deutlicher hervor, was besonders an einigen bestimmten Stellen der Fall ist. Eine solche Stelle ist die an der Mitte der Unterseite, wo vorher am „Nabel“ der Schluss der Chitinschale erfolgt war (Fig. 488 *A*). An der Ausbildung der hier zu Stande kommenden „Keimscheibe“, wie Braem diesen Bezirk nannte, betheiligt sich auch die „mesodermale Bildungsmasse, indem ihre Zellen hier, wie an der übrigen Peripherie, eine epitheliale Anordnung gewinnen. Im Bezirk der „Keimscheibe“ sind

auch sie höher und tragen dazu bei, diese Region gegen die Umgebung noch mehr abzuheben (Fig. 488 *A*); sie ist es, welche die Anlage des ersten Polypids darstellt. Diese tritt bald dadurch noch deutlicher hervor, dass nach dem Auftreten einer Ringfurche am Rande der „Keimscheibe“ deren mittlere Partie in die Tiefe versenkt wird (so bei Cristatella nach Braem's Angaben) oder zunächst der Hauptsache nach die verdickte Ectodermpartie eingestülpt wird, wie es nach Oka bei Pectinatella gelatinosa geschieht (Fig. 489 *A—C*).

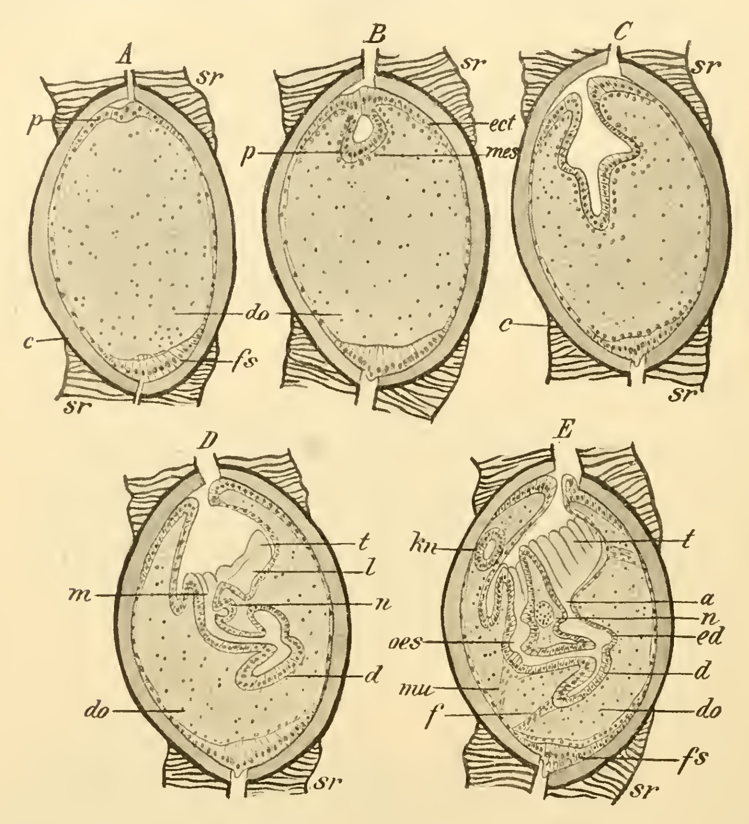


Fig. 489. Keimende Statoblasten von Pectinatella gelatinosa im Durchschnitt. Der Schwimmring ist nur theilweise gezeichnet. *A* Ectodermverdickung, *B* deren Einstülpung, *C—E* Ausbildung des ersten Polypids. (Nach Oka, 1891.)

a After, *c* cuticulare Schale, *d* Darm, *do* Dottermasse mit Kernen, *ect* Ectoderm, *ed* Enddarm, *f* Funiculus, *fs* „Fussscheibe“, *kn* Knospe, *l* Lophophor, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *mu* Muskeln, *n* Ganglionanlage, *oes* Oesophagus, *p* Polypid, *sr* Schwimmring, *t* Tentakeln.

Die Stelle, an welcher die Polypidanlage am Statoblastenkeim auftritt, sowie die Art, wie dies geschieht, scheint übrigens bei den einzelnen Formen eine verschiedene zu sein. So erfolgt bei Pectinatella eine Verdickung des Ectoderms in einer ringförmigen, dem Aequator des Statoblasten entsprechenden Zone, sowie eine stärkere Wucherung der Ectodermzellen an zwei einander gegenüber liegenden Punkten (Fig. 489 *A*). Die eine davon, welche zunächst noch dicker ist, da ihre Zellen hoch cylindrisch werden (Fig. 489 *B—E*), liefert nach dem Platzen der Kapsel

eine Art Fussscheibe des jungen Individuums, indem ihre weiter wuchernden Zellen durch das Auftreten von Vacuolen und das Ausscheiden einer gelatinösen Masse den Character der Ectocyste erhalten. An der gegenüber liegenden Stelle geht die Bildung des Polypids vor sich (Fig. 489 *B—E* u. Fig. 490, Oka).

Die aus der Ectodermeinstülpung und der sie umgebenden Mesodermschicht bestehende Polypidanlage vertieft sich zu einer ansehnlichen Grube und später zu einem sackförmigen, zunächst sich wieder nach aussen abschliessenden Gebilde, an dessen Wand schon bald die für die Ausbildung des Polypids nöthigen Faltungen und sonstigen Differenzirungen erfolgen (Fig. 488 *B*). Eine Ectodermeinstülpung stellt die Anlage von Mund- und Vorderdarm, eine ebensolche dahinter liegende diejenige des Nervensystems dar, während eine schon früher vorhandene und daher jetzt bereits längere, schlauchförmige Ausstülpung die Anlage von After und Darm repräsentirt (Fig. 488 *B*). Zum besseren Verständniss dieser Vorgänge darf auf die früher gegebene Darstellung der Knospenbildung und besonders auf die Fig. 452, p. 636 verwiesen werden, die in den Hauptzügen eine grosse Uebereinstimmung mit Fig. 488 *B* erkennen lässt.

Auffallend ist es, dass nach der Beschreibung von Oka die an der Polypidanlage bei Pectinatella zuerst auftretende Einstülpnng nicht, wie Braem für Cristatella angiebt, diejenige des Enddarms, sondern vielmehr die Anlage des Vorderdarms sein soll (Fig. 489 *C* u. *E*). Wenn sich dies so verhält, woran nach der Lage der Ganglieneinstülpung und der recht überzeugenden Darstellung nicht gut gezweifelt werden kann, so ergäbe sich eine gewisse Uebereinstimmung in der Entwicklung des Darmkanals mit den Entoprocten, bei denen die Bildung ebenfalls vom Mund ausgeht und mit dem After endet (Fig. 459 *D—G*, p. 644).

Bezüglich der weiteren Ausbildung des Polypides muss ebenfalls der Verlauf dieser Vorgänge bei der Knospenbildung (Fig. 450—453, p. 634 ff.) zum Vergleich herangezogen werden. Die Anlage des Darmkanals vertieft sich und seine einzelnen Abschnitte kommen zur Ausbildung (Fig. 489 *C—E*). Wo die Verbindung des Enddarms mit aussen noch nicht vorhanden war, wird der After hergestellt (Fig. 489 *E*); im anderen Fall muss (im Hinblick auf die oben erwähnte, für Pectinatella und Cristatella angegebene Differenz) der Vorderdarm und Mund gebildet werden. Die Ganglieneinstülpung schnürt sich vom Ectoderm ab. Der Lophophor mit seinem Zubehör tritt auf, Tentakeln, Ringkanal, Tentakelscheide etc. werden ausgebildet. Von den mesodermalen Theilen werden Funiculus und Musculatur geliefert, und der Hauptsache nach ist das Polypid jetzt ausgebildet (Fig. 489 *C—D* u. Fig. 490). Die umfangreiche Dottermasse, welche die innere Zellenschicht erfüllte (Fig. 488 u. 489 *A* u. *B*) und sich auch später noch in den von ihr aus entstehenden Organpartien vorfand (Fig. 489 *C—E*), ist während dieser Entwicklungsvorgänge allmählich geschwunden, indem sie jedenfalls beim Aufbau der Organe verbraucht wurde.

Wenn in der Entstehung des Polypids im Statoblasten sowohl hinsichtlich der ersten Anlage, aber auch in der Organbildung gewisse Unterschiede gegenüber der Entwicklung des am Stock knospenden Polypids vorhanden sind, wie besonders aus den eingehenden Untersuchungen von Braem, sowie aus denjenigen von Oka hervorgeht, so darf dies gewiss aus den eigenartigen Verhältnissen erklärt werden,

welche im Statoblasten obwalten. Handelt es sich dabei um Knospen, die in einer Art latentem Zustand verbleiben, wie wir anzunehmen geneigt sind, so mussten, wie der grosse Dotterreichthum und die ganze Beschaffenheit der Zellenmasse des Statoblasten beweist, hierfür besondere Zustände geschaffen werden, die

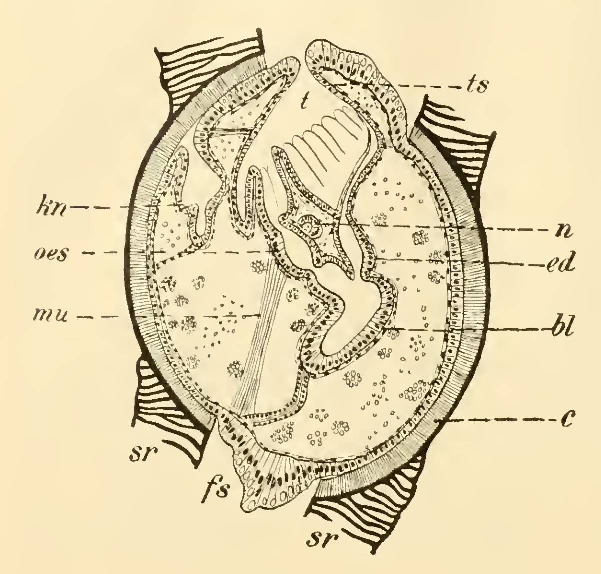


Fig. 490. Statoblast von Pectinatella gelatinosa mit ziemlich ausgebildetem Polypid und Knospe (*kn*). Die Kapsel ist bereits weit geöffnet, der Inhalt beginnt nach aussen vorzutreten. Schwimmring grösstentheils weggelassen. (Nach Oka, 1891.)
bl Blinddarm, *ts* Tentakelscheide. Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in Fig. 489.

dann ihrerseits wieder eine eigene Art der Ueberführung in die Form des Polypids mit sich brachten. Dies dürfte sich sogar bis auf die vom Statoblastenyolypid ausgehenden Knospen erstrecken, indem diese eine gewisse Unabhängigkeit von ihm zeigen.

d. Auftreten weiterer Polypide, Ausschlüpfen und Stockbildung.

Noch bevor das Polypid seine Ausbildung erlangt hat, tritt im Statoblasten die Anlage eines zweiten und sogar eines dritten Individuums auf, die ihren Platz an der Oralseite des ersten Polypids, entsprechend der Mittellinie, oder rechts und links davon finden. Im Gegensatz zu den von den Polypiden des Stockes ausgehenden Knospen liegen sie jenen nicht so dicht an (Fig. 450—455, p. 634 ff.), sondern ihre als Ectodermverdickung und deren Einsenkung auftretende Anlage findet sich am Statoblastenkeim in einer ziemlichen Entfernung von der Anlage des ersten Polypides (Fig. 488 *B*, Fig. 489 *E* u. Fig. 490). Dies steht in einer gewissen Uebereinstimmung mit der von Braem vertretenen Auffassung, wonach bei der Entstehung des ersten Polypids am Statoblastenkeim dieses nicht (wie sonst bei der Knospung der Phylactolämen) das Primäre sei, sondern vielmehr (ähnlich wie bei den Gymnolämen) aus dem in der Anlage bereits vorhandenen Cystid hervorginge, dessen Ausbildung bei der Knospung am Stock derjenigen des Polypids erst nachfolgt. Dementsprechend könnte also die Bildung der auf das erste Polypid folgenden Knospe in Folge ihrer Unabhängigkeit von jenem ebenfalls als vom Cystid ausgehend angesehen werden (Fig. 490), während die Bildung der späteren Knospen wieder in der für die Knospung am Stock characteristischen Weise erfolgt (vgl. p. 633 u. 640).

Inwiefern diese letztere Auffassung, welche zwischen der Polypidbildung am Stock und Statoblastenkeim einen erheblichen Unterschied annimmt und dafür eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entstehungsweise des Primärzoöciums (bei der Metamorphose) herstellt, eine Berechtigung zuzuschreiben ist, kann erst durch weitere Untersuchung dieser schwierigen Verhältnisse entschieden werden; vorläufig ist nur festzuhalten, dass die betreffenden Entwicklungsvorgänge durch die eigenartige Ausbildung des Statoblastenkeims jedenfalls eine weitgehende Modification erlitten haben, wie bereits weiter oben bemerkt wurde.

Schon während der Entwicklung des Polypids im Statoblasten kann sich der Zusammenhang der oberen und unteren Kapselhälfte lockern; am Aequator entsteht ein Spalt, und indem dieser sich allmählich erweitert, wird eine Oeffnung geschaffen, durch welche das junge Thier auszuschlüpfen vermag (Fig. 489 *A*—*E*, Fig. 490). Bei manchen Bryozoen scheint das Oeffnen der Kapsel schon recht früh einzutreten (so bei Pectinatella, Fig. 489 *A* u. *B*, aber auch bei Plumatella

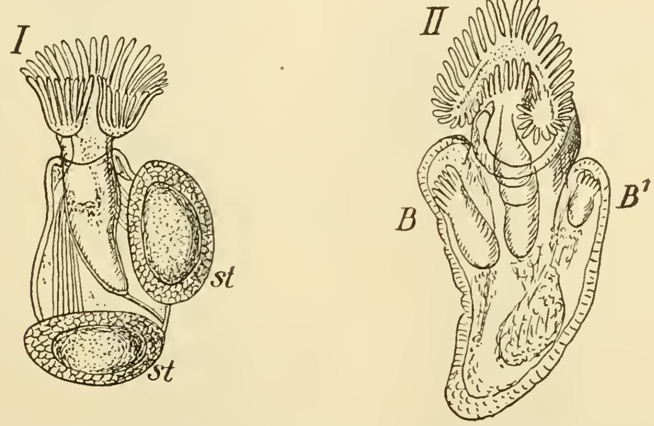


Fig. 491. Dem Statoblasten *(st)* ganz kürzlich entschlüpfte junge Thiere von Plumatella repens (*I*) und Cristatella mucedo (*II*). (Nach Braem, 1890.) *A* erstes Polypid, *B* und B^1 Knospen.

repens nach Kraepelin), während es bei anderen, z. B. bei Cristatella, erst später erfolgt. Entsteht das erste Polypid an der breiten Fläche des Statoblastenkeims und ist es in Folge dessen senkrecht zu dessen grösstem Durchmesser orientirt (Fig. 488 *A* u. *B*), so muss es vor dem Ausschlüpfen seitwärts verlagert werden, was ganz allmählich geschieht und anscheinend mehr auf Wachsthumsvorgängen als auf einer activen Beweglichkeit beruht. Es ist dann auch bereits die Cuticula über der gesammten äusseren Ectodermlage ausgeschieden; die Ectodermzellen nehmen den bekannten Blasenzellencharacter an. Die gewöhnlich aus dem ersten Polypid und den beiden darauf folgenden Knospen bestehende junge Colonie setzt sich fest; ihr pflegen noch die beiden Kapselhälften des Statoblasten aufzusitzen (Fig. 491 *A* u. *B*, Nitsche, Reinhard, Braem, Kraepelin, Oka u. A.).

Bei Fredericella ist nach den Beobachtungen von Braem (1908) am keimenden Statoblasten ein Primärpolypid vorhanden, neben welchem die weiteren Knospenanlagen in der bekannten Reihenfolge bemerkbar

sind (Fig. 492 *I*, *A*). Der Statoblast hat sich innerhalb der mütterlichen Cystidröhre entwickelt, aus deren Oeffnungen das keimende Stöckchen herausschaut. Dies hat an dem vom Primärpolypid (*A*) abgewendeten Ende (*A*) eine „Adventivknospe" hervorgebracht, aus der sich dann ein zweites Polypid mit entsprechender Knospenfolge wie das erste entwickelte (Fig. 492 *II*). Dieses führt also den Stock in entgegengesetzter Richtung fort, wie es in ähnlicher Weise bei dem aus der Larve hervorgegangenen Stöckchen geschieht Fig. 468 *III*, p. 655, Braem).

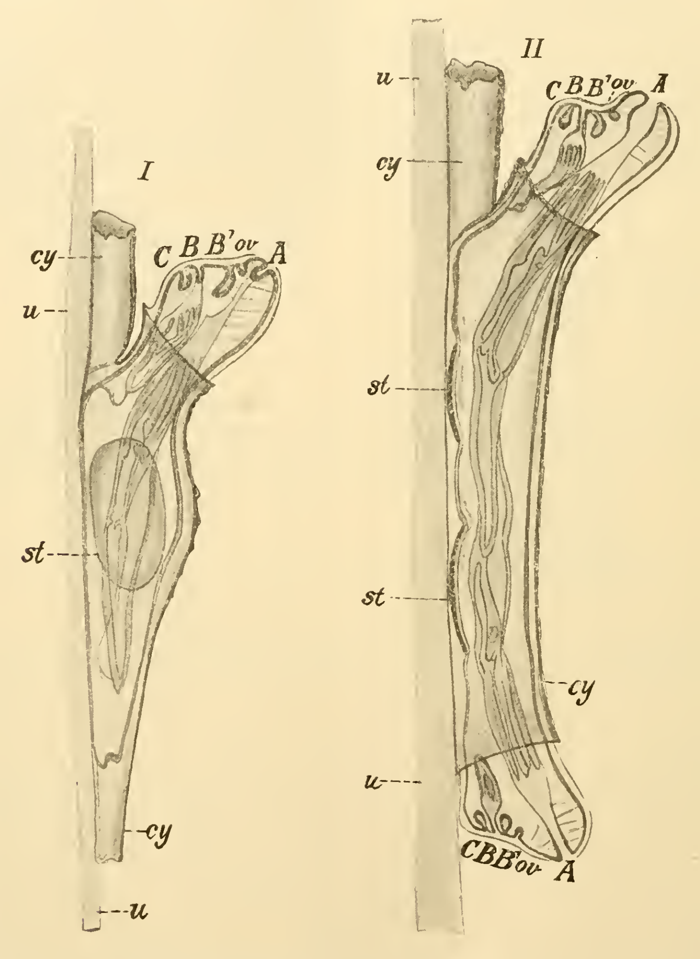


Fig. 492. *I* Keimender Statoblast von Fredericella in der Cystidröhre (*cy*) des Mutterthieres mit Primärpolypid (*A*) und den Knospen B B_1 C.

II Stöckchen mit einem zweiten Polypid (*A*) und den zugehörigen Knospen B B_1 C, ebenfalls noch in der mütterlichen Cystidröhre (*cy*). (Nach Braem, 1908.)

ov Ovarium, *st* Statoblastenhülle und *u* Unterlage (Baumwurzel, auf der die alte Cystidröhre [*cy*] festsitzt).

Werden die Statoblasten als modificirte Knospen aufgefasst, wie es hier geschah, so bleibt ihre Entstehung im Innern des Stockes zu erklären.

Für die Knospen der Bryozoen gilt die Regel, dass sie bei ihrem Auftreten, wie auch später, mit der Körperwand in Verbindung stehen. Die „Winter- oder Dauerknospen", die wir vorher (p. 672) kennen lernten, erfüllen diese Bedingung ohne weiteres; sie entstehen wie andere Knospen des Stockes und verhalten sich auch weiterhin wie diese, nur dass sie in ihrer Entwicklung zurückgehalten und mit gewissen Schutzvorrichtungen versehen werden, die ihr Ueberdauern ermöglichen. Dieser letztere Factor hat nun bei den Statoblasten zu einer weitgehenden Veränderung in der ganzen Structur der Knospenanlage und zu ihrer Verlagerung in das Innere des Stocket geführt, wo sie schon bei ihrer Bildung einen grösseren Schutz geniessen. Die Verbindung mit der Cystidwand und ihren beiden Schichten bleibt aber durch den Funiculus gewahrt (Fig. 489 *E*, 490 u. Fig. 455, p. 639). Die Entstehung des Statoblasten aus seinen beiden Zellenlagen darf man gewiss mit der Knospenbildung am Stock vergleichen, wenn sie auch beim Statoblasten nur einen die eigentliche Knospung vorbereitenden Vorgang darstellt, der in eigenthümlicher Weise mit der Ausbildung des Schutz- und Verbreitungsapparates verbunden ist. Mit diesen frühen Entwicklungsvorgängen erlangen die im Funiculus umgekehrten Schichten wieder die Lage, wie sie sonst beim Eintritt der Knospung vorhanden ist, d. h. das Ectoderm liegt aussen und das Mesoderm bildet die innere Lage (Fig. 488 u. 489). Die eigentliche Knospenentwicklung kann dann ungefähr in der Weise vor sich gehen, wie sie auch am Stock erfolgt (Fig. 452); sie wurde nur durch jene mit der Vorbereitung des Dauerzustandes verbundenen Vorgänge zurückgedrängt.

Bei einer derartigen Auffassung der Statoblastenbildung hat man von der Körperwand auszugehen, und dementsprechend stellt denn auch Braem, indem er die Bildungsstätte der Statoblasten in der Nähe der Körperwand als „Keimstock" (*K*) bezeichnet, die Formel auf $K \ldots\ldots S^2\, S^1\, S$, welche der früher (p. 654) kennen gelernten Knospenformel $A \ldots\ldots B^2\, B^1\, B$ entspricht, da ja der älteste Statoblast am weitesten von der Körperwand entfernt liegt (Fig. 485 u. 455, p. 639). Eine noch weiter und bis in's Einzelne gehende Homologisirung der Statoblasten- und Knospenbildung stösst auf gewisse Schwierigkeiten, welche vor Allem durch die Abänderung der frühen Entwicklungsstadien bedingt sind; sie wird daher leicht zur blossen Construction. Hinsichtlich der Auffassung der Statoblasten und ihre Zurückführung auf Knospen darf ausser auf die schon vorher genannten Autoren auf die von Kraepelin und besonders von Braem gegebene eingehende Darstellung verwiesen werden.

7. Regeneration.

Die Regenerationsvorgänge der Bryozoen stehen in einem gewissen Zusammenhang mit ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung, so dass es sich empfiehlt, sie im Anschluss an diese zu behandeln. So ist bei ihnen die Fähigkeit recht weit verbreitet, die Köpfchen ganz oder theilweise abzuwerfen und sie dann in entsprechendem Masse wieder neu zu bilden. Besonders häufig wurde diese Erscheinung bei den marinen Ectoprocten beobachtet, doch kommt sie auch den Entoprocten zu. Ueber die Ursachen, welche sie veranlassen, ist man recht verschiedener Meinung und hat, abgesehen von der durch Verletzungen

oder Parasiten hervorgerufenen Zerstörung, die (zeitweise ungünstigen) äusseren Lebensverhältnisse, aber auch innere Factoren, wie den Vollzug der Excretion oder die Production der Keimzellen dafür verantwortlich gemacht. Wie über die Ursachen, so sind die Ansichten der Autoren auch über den Verlauf der schwer zu beobachtenden Vorgänge recht verschiedenartige, und obwohl sie seit der Zeit von Reid (1845) und Smitt (1865—67) bis auf unsere Tage (Harmer, Seeliger, Davenport, Calvet, Römer, 1906; Levinsen, 1907) immer wieder studirt wurden, bedürfen sie noch recht sehr der weiteren Aufklärung.

Bei den Entoprocten, besonders bei Pedicellina, jedoch auch bei Ascopodaria, Urnatella und gewiss noch bei anderen Formen, kommt es vor, dass unter gewissen Umständen, zumal kurze Zeit nach der Uebertragung in Aquarien an den Köpfchen Rückbildungserscheinungen auftreten oder sie ganz abgeworfen werden, worauf nach einiger Zeit eine Erneuerung erfolgt (Reid, 1845; Barrois, 1877; Salensky, 1877; Leidy, 1884; Harmer, 1887; Seeliger, 1889; Ehlers, 1890; Davenport, 1893). Die genannten Autoren geben mehr oder weniger ausführliche Schilderungen der betreffenden Degenerations- und Regenerationsvorgänge. Die Tentakeln und allmählich auch die übrigen Organe der Köpfchen fangen an zu entarten, und die ersteren beginnen zu zerfallen, bis schliesslich nur Reste von ihnen übrig sind und die ganze innere Organisation undeutlich wird. Die Köpfchen hängen schlaff am Stock und fallen am Ende ab, wobei vielleicht die sie vom übrigen Stock trennende Scheidewand, ähnlich dem „Bruchgelenk“ der Arthropoden-Extremitäten, eine Rolle spielt (Fig. 459 *G*, p. 644, u. Fig. 471, p. 660, Fig. 479 u. 480, p. 670). Jedenfalls ist an dieser Stelle die Fähigkeit zur Abtrennung vorhanden, wie das Loslösen der Knospen von Urnatella zeigt, welches in anderer Verbindung bereits früher erwähnt wurde (Fig. 481, p. 672). Noch bevor es zur Ablösung der Köpfchen gekommen ist, oder nachdem diese erfolgte, tritt unter der Ablösungsstelle die Anlage einer neuen Knospe auf. Der letztere Vorgang, wie die weitere Ausbildung der Regenerationsknospe vollzieht sich nach der Darstellung Seeliger's, welcher den Vorgang genauer verfolgte, entsprechend den früher für die Knospenbildung am Stock geschilderten Entwicklungsvorgängen.

Wie hinsichtlich der Knospung im Allgemeinen zwischen Entoprocten und Ectoprocten eine recht weit gehende Uebereinstimmung besteht, so gilt dies auch für die Erneuerung der Individuen am Stock, wenn auch die Vorgänge im Einzelnen begreiflicher Weise manche Verschiedenheiten zeigen. Den sogenannten Regenerationsvorgängen der Ectoprocten ist sowohl in Bezug auf die schon äusserlich sichtbaren Erscheinungen, wie auch hinsichtlich der inneren Entwicklungsvorgänge grosse Aufmerksamkeit gewidmet worden. Von den Autoren, welche sich damit beschäftigten, seien hier die folgenden genannt: Smitt, 1865—67; Claparède, 1867; Nitsche, 1871; G. O. Sars, 1873; Repiachoff, 1876; Ehlers, 1876; Joliet, 1877 und 1886; Hincks, 1880; Kohlwey, 1882; Haddon, 1883; Vigelius, 1884; Ostroumoff, 1886; Harmer, 1891; Davenport, 1891; Prouho, 1892; Calvet, 1900; Römer, 1906; Levinsen, 1907; Braem, 1908.

Gewöhnlich ist es das Polypid, welches rückgebildet wird und zu Grunde geht, während das Cystid erhalten bleibt und von sich die Neubildung des Polypids ausgehen lässt. Dieser Vorgang kann sogar

an ein und demselben Zooecium mehrmals auf einander folgen, unter Umständen wird aber auch das ganze Zooecium hinfällig; Narben am Stock bezeichnen dann die Stellen, an welchen die Zoöcien ausgefallen sind, wenn sie nicht ebenfalls eine Neubildung erfahren. Im letzteren Falle hat man es also mit einer vollständigen Erneuerung der Individuen zu thun, wie sie bei den Entoprocten stattfindet, und man könnte zweifelhaft sein, ob dieser Vorgang überhaupt noch unter den Begriff der Regeneration fällt, und es sich nicht vielmehr um die Entstehung (Knospung) eines neuen Individuums an Stelle des zu Grunde gegangenen alten Thieres handelt, welches vorher an diesem Ort des Stockes sass. Bei dieser weitgehenden Erneuerung der Individuen, wie sie bei Ctenostomen und Chilostomen (Triticella, Valkeria, Bowerbankia, Membranipora u. a.) beobachtet und neuerdings

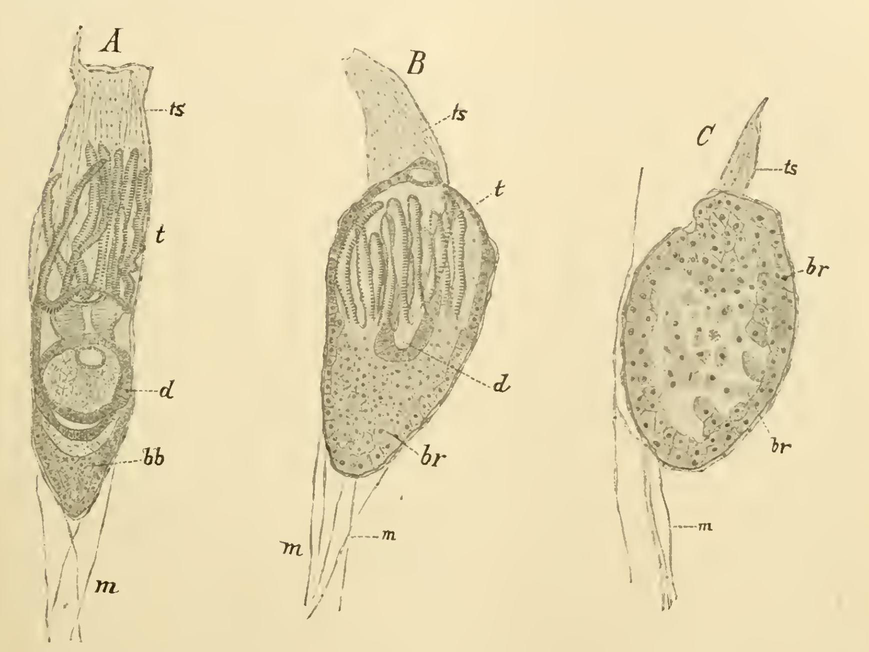


Fig. 493. Rückbildung des Polypids bei Bugula avicularia. *A* Anfangsstadium, beginnender Zerfall des Darmkanals, *B* letzterer zerfallen, auch der Tentakelapparat degenerirt, *C* brauner Körper. (Nach RÖMER, 1906.)

bb Magenblindsack, *br* brauner Körper, *d* Darmkanal, *m* Muskeln, *t* Tentakel, *ts* Tentakelscheide.

von LEVINSEN (1907) einem genaueren Studium unterzogen wurde, können Zoöcien wieder durch Zoöcien ersetzt werden; es kann aber auch auf ein Zooecium ein Avicularium folgen, ebenso wie ein solches seinerseits durch ein Zooecium abgelöst werden kann. Diese Art des Ersatzes durch „totale Regeneration“ stellt jedoch ein selteneres Vorkommen dar, während für gewöhnlich nur der Tentakelkranz und Darmkanal, sowie die damit in Zusammenhang stehenden Theile zur Rückbildung wie zum Ersatz gelangen.

Die Degeneration des Polypids, welche sich häufig an einem beträchtlichen Theile der Individuen eines Stockes vollzieht, pflegt mit

Umbildungsvorgängen an der Tentakelscheide und am Darm zu beginnen, indem sich die erstere faltet und einreisst, während der Magen mit seinem Blindsack, wie auch allmählich die übrigen Theile des Verdauungsapparates eine Lockerung ihrer Bestandtheile und schliesslich einen völligen Zerfall erfahren. Dieser führt zur Bildung einer umfangreichen, klumpigen Masse, die nunmehr an der Stelle des früheren Darmkanals liegt (Fig. 493 *A* u. *B*). Der Tentakelapparat und die ihm zugehörigen Organe folgen dem allgemeinen Rückbildungsprocess, und daraus ergiebt sich am Ende jene, aus einem Zellconglomerat bestehende Masse, welche schon den früheren Autoren als „brauner Körper" bekannt war. Phagocytäre Vorgänge, die einer genaueren Untersuchung bedürfen, spielen hierbei wahrscheinlich eine wichtige Rolle. Der braune Körper zeigt sich später aus einer Masse verschiedenartiger, zum Theil recht umfangreicher Zellen zusammengesetzt und ist von einer Schicht platter „Mesenchymzellen" umgeben (Fig. 493 *C*).

Auf dem geschilderten Zustand der Rückbildung pflegt das Zooecium, wenn seine Wiederausbildung überhaupt von statten geht, nicht lange zu verharren, sondern schon vor erfolgter Degeneration kann bereits die Anlage des neuen Polypids vorhanden sein. Dieses entsteht so, wie SEELIGER es für die Entoprocten darstellte und wie es von anderen Autoren auch für die Ectoprocten beschrieben wird, in einer der Knospenbildung entsprechenden Weise (DAVENPORT, RÖMER). Wie allerdings hinsichtlich der letzteren die Auffassung der einzelnen Autoren eine recht verschiedene ist, so gilt dies in noch höherem Masse für die Regenerationsvorgänge. Ob bei der Neubildung des Polypids das äussere und mittlere Blatt betheiligt sind (OSTROUMOFF, SEELIGER, DAVENPORT, RÖMER), oder ob sie nur von einem der beiden Blätter ausgeht, d. h. allein vom äusseren oder aber ausschliesslich vom mittleren Blatt (JOLIET, VIGELIUS, CALVET), wenn nicht sogar noch das Entoderm daran Theil nimmt (HADDON), diese Frage, sowie die andere, ob nicht auch Elemente des braunen Körpers zum Aufbau des Polypids verwendet werden, woran man ebenfalls gedacht hat, kann hier nicht näher behandelt werden. Es darf in dieser Beziehung auf die genannten Autoren, besonders auf die neueren Arbeiten von CALVET und RÖMER, verwiesen werden, in denen die betreffenden Punkte eingehende Behandlung finden. In unserer Darstellung halten wir uns an die von SEELIGER, DAVENPORT und RÖMER vertretene Auffassung, die sich auch mit den älteren, aber sehr verlässlichen Beobachtungen von NITSCHE am besten vereinigen lässt.

Die Polypidanlage tritt an der distalen Region des Zooeciums, bei Chilostomen (z. B. bei Lepralia und anderen Arten nach DAVENPORT, OSTROUMOFF u. A.) in der Nähe des Operculums in Form einer Verdickung der Körperwand auf, die bald zu einer Einbuchtung wird, an welcher sich beide Blätter betheiligen (Fig. 494 *A—D*). Nach RÖMER's Darstellung für Alcyonidium und Bugula, welche mit der von DAVENPORT für Lepralia recht gut zusammen stimmt, würden die Vorgänge in der That denjenigen bei der Knospung sehr ähnlich sein, wie ein Vergleich seiner für die letztere und für die Regeneration gegebenen Bilder lehrt. Zum Theil dürfte dies auch bereits aus den hier aufgenommenen Figuren 494 *A—D*, sowie Fig. 458 *A—E*, p. 643, hervorgehen.

Bei dem Fortgang der Entwicklung, die übrigens einer noch genaueren Darstellung bedarf, senkt sich die bisher an der Ausmündung der alten Tentakelscheide gelegene und aus der zweiblättrigen Einstülpung bestehende „Regenerationsknospe“ mehr in die Tiefe, wobei sie weitere Wachsthumsprocesse in die Nähe des braunen Körpers und schliesslich auch mit diesem in ziemlich enge Berührung bringen. In ähnlicher Weise, wie es früher bei der Knospung (p. 636—643) dargestellt wurde, sondert sich an der Knospe der Antheil des Atriums und Darmkanals; die einzelnen Abschnitte des letzteren kommen in der unteren (proximalen) Region zur Ausbildung, während sich oben (distal) der Tentakelapparat mit den zugehörigen Theilen entwickelt. Durch dessen Ausgestaltung und diejenige der Tentakelscheide wird dann schliesslich die Verbindung des regenerirten Polypids

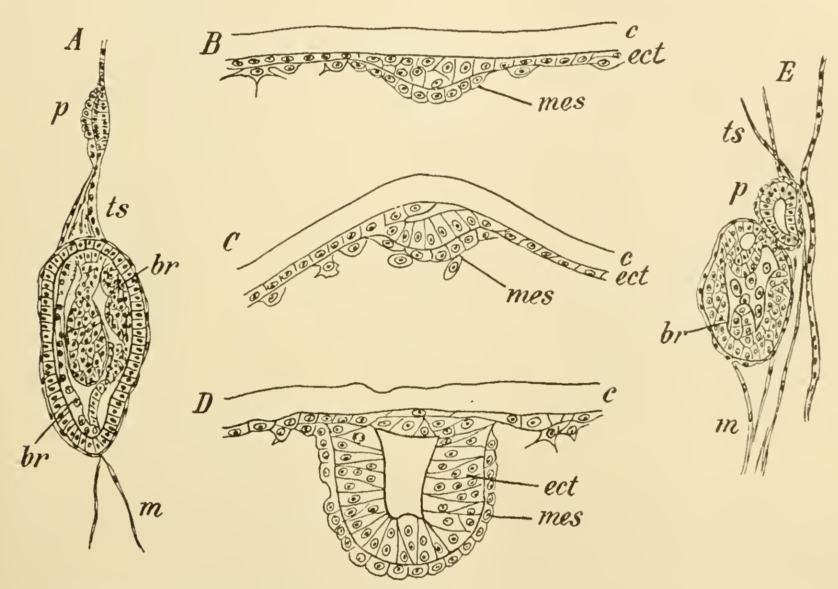


Fig. 494. Neubildung des Polypids im Cystid *A* und *E* von Bugularia avicularia, *B—D* von Alcyonidium Mytili. (Nach O. Römer, 1906.)

A junge Polypidanlage (*p*) über der alten Tentakelscheide (*ts*). *B—D* Ectodermverdickung und Einsenkung an der Regenerationsknospe, die aus dem äusseren und mittleren Blatt besteht, *E* die Polypidanlage (*p*) in der Nähe des braunen Körpers (*br*). *c* Cuticula, *ect* Ectoderm, *m* Muskeln, *mes* Mesoderm.

mit den erhalten gebliebenen Theilen des alten Zooeciums wieder hergestellt. Während die neue Polypidanlage bisher ziemlich unvermittelt im Cystid des alten Zooeciums lag, nimmt sie mit dem fortschreitenden Wachsthum dieselbe Orientirung ein, welche das Polypid vorher hatte, was sich besonders in der Herstellung der Communication nach aussen, also der Tentakelscheide und der Oeffnung, zeigt.

Eine Schwierigkeit bereitet das Verhalten der von den Ueberresten des alten Polypids herrührenden Zellenmasse, die sich nach der Meinung verschiedener Autoren am Aufbau des neuen Polypids betheiligen sollte. Höchst auffällig sind aber die Angaben, nach welchen der braune Körper später im Magen des neuen Polypids liegt (Haddon, Ostroumoff, Harmer,

Calvet) und nach einer auch von Calvet vertretenen Auffassung durch einen sehr eigenartigen Vorgang dahin gelangt sein soll; dies geschähe dadurch, daß an der Berührungsstelle zwischen Darmwand und braunem Körper die erstere resorbirt würde und durch die Lücke der ganze braune Körper in die Darmhöhle einträte, worauf sich die Darmwand um ihn wieder schlösse. Wahrscheinlicher als diese rein mechanisch-morphologische Vorstellung von der Aufnahme des braunen Körpers in die Darmhöhle würde die seiner Resorption in der Leibeshöhle unter Betheiligung phagocytärer Processe und die Wiederansammlung ähnlich gefärbter Massen im Darmlumen sein. Jedenfalls aber ist es wahrscheinlich, dass das im braunen Körper enthaltene Material auf diese oder jene Weise beim Aufbau des neuen Polypids wieder mit verarbeitet wird.

Da die Degeneration und der Wiederaufbau der Polypide bei den marinen Ectoprocten als eine ganz regelmässige Erscheinung auftreten kann, so müssen für sie noch andere als blosse äusserliche, mehr zufällige Ursachen in Betracht kommen. Als solche hat man die nicht in genügender Weise ermöglichte Abfuhr der Excretstoffe, also gewissermassen einen Mangel in der Organisation, angesehen (Ostroumoff, 1886; Harmer, 1891; Prouho, 1892) oder es ist diese Erscheinung in Beziehung zur geschlechtlichen Fortpflanzung gebracht worden, wie es neuerdings wieder von Seiten Calvet's und Römer's geschah. Dabei hat man die Ursache der eintretenden Degeneration in dem durch Ausbilden der Geschlechtsproducte hervorgerufenen Stoff- und Raummangel oder aber in der Hervorbringung der beiderlei Geschlechtsproducte in verschiedenen auf einander folgenden Individuen gesucht. Einen besonders hohen Grad von Wahrscheinlichkeit wird man diesen Erklärungsversuchen kaum zusprechen können und so ist eine Klarlegung dieser eigenartigen Verhältnisse nur von weiteren, womöglich experimentellen Untersuchungen, wie sie in anderer Richtung schon früher (besonders von Harmer) unternommen wurden, zu erwarten.

Obwohl die Regenerationserscheinungen besonders bei den marinen Ectoprocten eine grosse Rolle spielen und ihnen jedenfalls bei diesen besondere Beachtung geschenkt worden ist, wie sich aus dem Vorhergehenden ergiebt, so fehlen sie begreiflicher Weise auch den Phylactolämen nicht. Bei ihnen sind wie bei den Gymnolämen Rückbildungs- und Einschmelzungsvorgänge an Polypiden in Folge ungünstiger äusserer Einflüsse zu beobachten, sowie der Ersatz der verloren gegangenen Individuen unter Benutzung des vorhandenen Materials aus bereits angelegten oder neu sich bildenden Knospen, wenn die Colonie wieder in günstigere Lebensverhältnisse geräth. So sieht man an einem von Braem (1908) beschriebenen Fredericella-Zweig (Fig. 495 *I*) das Hauptpolypid *A* fast gänzlich geschwunden und ebenso die Knospen B^1 und *C* grössten Theils zurückgebildet, während die Knospe *B* sich nicht nur erhielt, sondern auch zu einem vollständigen Polypid sich weiter entwickelte (Fig. 495 *I*). Auch die in Fig. 495 *II* dargestellte Knospe *C* hat einen neuen Aufschwung genommen, nachdem ihr unterer Theil bereits degenerirt und (ähnlich, nur nicht so weitgehend, wie bei Knospe B^1) durch eine Ringfurche von der äusseren, nun wieder entwicklungsfähig gewordenen Partie abgesetzt worden war (Fig. 495 *I* u. *II*, *C*). Der Wiedereintritt günstiger Verhältnisse unterbrach die Rückbildung dieser Knospen und gestattete ihnen das Wiederaufnehmen ihrer Entwicklung.

Bemerkenswerth ist ein von Braem bei seinen neueren Untersuchungen an Fredericella beschriebenes Verhalten, bei welchem entsprechend den am Stock vorhandenen ringförmigen Einschnürungen ein Zerfall des Weichkörpers in eine grössere Zahl von Theilen stattfindet, die dann

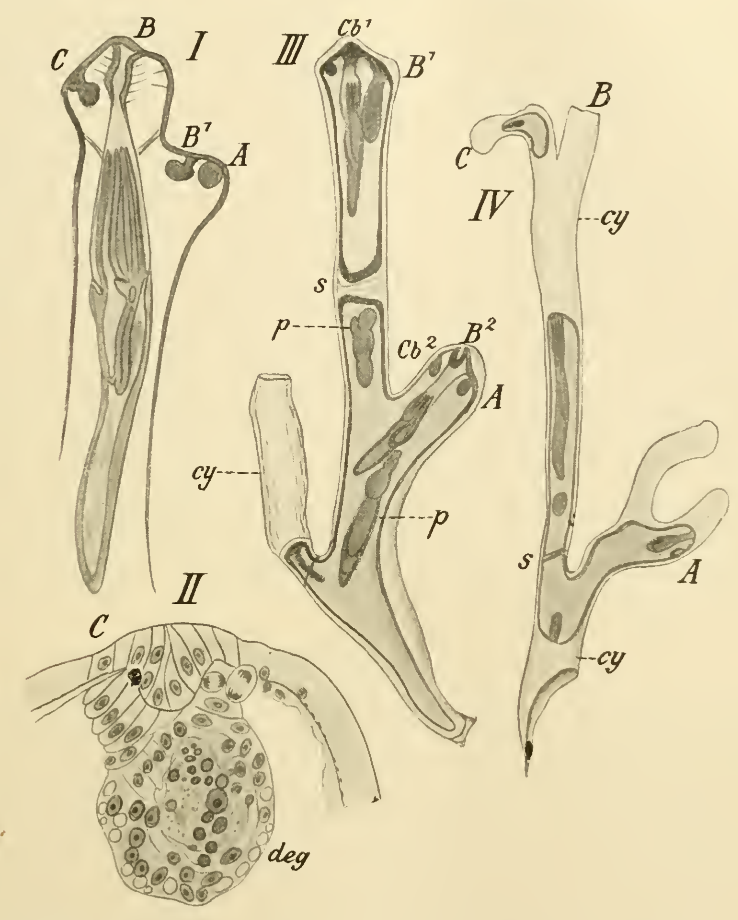


Fig. 495. Zerfall und Neubildung von Polypiden von Fredericella sultana. (Nach Braem, 1908.)

I Endglied eines Zweiges mit Rückbildung des Hauptpolypids (*A*), der Knospe B^1 und *C* (theilweise), das Polypid *B* in guter Ausbildung, *II* die Knospe *C* dieses Zweiges in Neubildung (oben), unten der degenerirende Theil (*deg*); *III* und *IV* von der Hauptcolonie abgeschnürte Theile mit degenerirenden Polypiden (*A*, B^1, *C*), von der Wand abgelösten Partien der Polypide (*p*) und anderen in Entwicklung begriffenen Knospen (B^2 u. Cb^1).

cy Ectocyste, *s* Scheidewand.

durch Scheidewände getrennt sind und nur von der Chitinröhre zusammen gehalten werden (Fig. 495 *III* u. *IV*). Innerhalb dieser Theilstücke erfolgt dann eine Rückbildung der Polypide, aber auch eine Weiterentwicklung einzelner Knospen, die sich auf Kosten des in dem bestimmten Bezirk vorhandenen und durch Zerfall der Polypide gelieferten Materials ausbilden. Uebrigens scheint auch die Ablösung der

Theilstücke an den Schnür- und Wundstellen zur Bildung von Regenerationsknospen Anlass zu geben (Braem, 1908).

Wie schon vorher (p. 687) kurz angedeutet wurde, ist die Frage aufzuwerfen, ob es sich bei den hier besprochenen Erscheinungen um solche handelt, die der Regeneration, oder nicht vielmehr der ungeschlechtlichen Fortpflanzung anzugliedern sind. Insofern zumeist nur ein Ersatz des Polypids stattfindet und dieses nur einen Theil des aus Cystid und Polypid bestehenden Zooeciums ausmacht, ist diese Neubildung eines Complexes von Organsystemen der betreffenden Individuen sicher als ein Regenerationsprocess anzusehen. Wenn dabei eine weitgehende Uebereinstimmung mit dem Knospungsvorgang besteht, so erklärt sich dies daraus, dass letzterer bei den betreffenden Formen in zwei von einander getrennte Acte zerfällt und die Bildung des Polypids für sich erfolgt, nachdem das Cystid schon früher ausgebildet war. Findet eine „totale Regeneration“ der Zoöcien oder wie bei den Entoprocten ein Ersatz der ganzen Köpfchen statt, wobei die Entwicklungsvorgänge, soweit sie bekannt sind, ebenfalls mit denjenigen bei der Knospung übereinstimmen, so hat diese Art der „Regeneration“ schon den Character einer Knospung. Wie bei dieser kommt es zur Bildung eines neuen Individuums, und man wird hier also von einem Uebergang zwischen Regeneration und ungeschlechtlicher Fortpflanzung sprechen dürfen. Eine klarere Beurtheilung dieser Verhältnisse wird freilich erst durch die genauere Kenntniss der sogenannten totalen Regeneration und der Ursachen, welche sie veranlassen, möglich werden.

8. Allgemeines.

Als Ergebniss der vorstehenden Ausführungen ist festzustellen, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Bryozoen in einer ungemein characteristischen und im Ganzen (sowohl bei den Ectoprocten, wie Entoprocten) sehr einheitlichen Weise verläuft. Stets handelt es sich um Knospungsvorgänge, bei denen zwei Körperschichten betheiligt sind und durch einen Einstülpungsprocess die Grundlage für die Bildung des neuen Individuums geliefert wird. Dies gilt sowohl für die Knospung am Stock, wie für diejenige am Einzelindividuum und ebenso für die an der Larve, wie im Statoblasten sich vollziehenden Entwicklungsvorgänge. Von der unter ganz besonderen Umständen verlaufenden und daher stark modificirten „embryonalen Knospung“ kann hier zunächst abgesehen werden. Auch die weitere Ausbildung der Knospe vollzieht sich bei den einzelnen, zum Theil recht differenten Formen, wie auch unter den besonderen Zuständen, so bei der Regeneration und im Statoblasten, in ziemlich übereinstimmender Weise.

Bemerkenswerth ist vor Allem die Betheiligung zweier Körperschichten an der Knospenbildung. Diese beiden Schichten sind das Ectoderm und Mesoderm, wobei dem ersteren entschieden die bedeutendere Rolle zufällt, denn aus ihm gehen die hauptsächlichsten Organe oder doch ihre bei Weitem grösseren Bestandtheile hervor. Dies betrifft auch den Darmkanal und vor allen Dingen den Mitteldarm (Magen und Blinddarm), d. h. also Partien, die in der Embryonal-

entwicklung vom Entoderm geliefert werden. Die Abweichung von der letzteren, welche darin zum Ausdruck kommt, hat man auf die Weise auszugleichen gesucht, dass man dem äusseren Blatt, in seiner Gesammtheit oder doch an bestimmten Stellen) die dauernde Fähigkeit zusprach, durch einen Einstülpungsvorgang, ähnlich demjenigen bei der Gastrulation, die dem Entoderm entsprechenden Partien zu liefern. Um die Homologie der betreffenden Vorgänge zu sichern, scheute man sich nicht, von einer an der Larve und später am Stock sich fortgesetzt wiederholenden „Gastrulation“ zu sprechen.

Die Betheiligung der genannten beiden Körperschichten an der Bildung der Knospe wird als feststehend angenommen, die Zurückführung der Knospe auf eine Zelle und damit eine Annäherung an die geschlechtliche Fortpflanzung scheint also für die Bryozoen, soweit es sich bis jetzt beurtheilen lässt, nicht in Frage zu kommen. Nicht einmal für die Statoblasten, bei denen in Folge ihrer Entstehung im Körperinnern eine derartige Auffassung besonders nahe lag, liess sie sich aufrecht erhalten. Ihre Anlage geschieht ebenfalls von zwei Körperschichten aus und sie werden daher als ins Innere verlegte und zur Ermöglichung eines Dauerzustandes stark veränderte Knospen angesehen. Insofern lassen sie sich also ohne Weiteres mit den Gemmulae der Poriferen vergleichen, für welche diese schon früher gemachte Annahme auch nach den neueren Untersuchungen aufrecht erhalten werden muss (vgl. oben p. 491). Diese beiden Arten von Fortpflanzungskörpern zeigen in der Art ihres Zustandekommens, sowie in ihrem ferneren Verhalten überhaupt eine weitgehende Uebereinstimmung und zu Statoblasten und Gemmulae kamen neuerdings noch die sich ebenfalls ähnlich verhaltenden, von HÉROUARD beschriebenen Dauercysten der Scyphistomen hinzu (p. 561).

Im Princip und zumal hinsichtlich der Betheiligung zweier Körperschichten lässt sich die Knospung der Bryozoen mit derjenigen der Cölenteraten vergleichen, wenn auch die Bildungsvorgänge im Einzelnen in Folge der ganz verschiedenartigen Organisation recht differente sind, was übrigens gleich von vornherein für die beiden, die Knospe liefernden Blätter, sowie für die Art und Weise gilt, in welcher diese aus ihnen entsteht. Nichtsdestoweniger drängt sich eine Reihe von Analogien zum Vergleiche auf. Dazu gehört auch die Knospung (oder Theilung) der Embryonen, die wirklich in sehr ähnlicher Weise wie bei einigen Cölenteraten-Larven verläuft (vgl. p. 513 u. 647), nur dass sie bei den Bryozoen, anders wie dort, ihr Zustandekommen besonderen Ernährungsverhältnissen im Körper des Mutterthieres verdankt.

Eine weitere Analogie bietet das Auftreten von Stolonen, die hier wie dort in Form von Knospen entstehen, sich stark verlängern und neue Knospen an sich hervorbringen, unter Umständen auch zur Ablösung gelangen und dann zur Bildung eines neuen Stockes Veranlassung geben.

Ferner führt die als Folge der Knospung auftretende Stockbildung bei den Bryozoen wie bei den Cölenteraten zur Erscheinung der Arbeitstheilung und des Polymorphismus. Einzelne Individuen des Stockes werden zur Ausübung bestimmter Functionen in besonderer Weise ausgebildet (Stielglieder, Caularien, Avicularien, Vibracularien, Ovicellen). Die betreffenden Individuen pflegen steril zu sein; so gehen von den sterilen Stengelgliedern der Vesicularien Zoöcien aus, welche Geschlechtsproducte hervorbringen, oder es treten bei anderen Ecto-

procten (*Lichenopora*) fertile Individuen auf, welche sich zur Ausübung der Brutpflege (als Ovicellen) in besonderer Weise umbilden. Da es sich in diesen Fällen um Geschlechtsindividuen (Gonozoöcien) handelt, die von anderen, geschlechtslos bleibenden und sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden Individuen erzeugt wurden, so darf man mit Recht von einem Generationswechsel der Bryozoen sprechen. Freilich kommt er bei ihnen nicht recht klar zum Ausdruck, indem die Geschlechtsindividuen mit dem Stock verbunden bleiben, oder aber sich nicht besonders auszeichnen, wie andererseits die Zoöcien, welche als Oöcien oder Ovicellen die Embryonen in sich zur Ausbildung gelangen lassen, gewöhnlich gar nicht diejenigen sind, in denen die Eier gebildet wurden (vgl. p. 663 u. 667). Wenn also der Generationswechsel der Bryozoen gegenüber den betreffenden Erscheinungen der Cölenteraten und Tunicaten wenig betont zu werden pflegt, so erscheint dies nach den zuletzt besprochenen Verhältnissen, die ihn sehr zurücktreten lassen, durchaus verständlich.

VI. Pterobranchier.

Cephalodiscus und Rhabdopleura.

Die beiden eigenartigen, isolirt stehenden Formen Cephalodiscus und Rhabdopleura, die jetzt gewöhnlich als Pterobranchier zusammengefasst werden, dürften noch die nächsten Beziehungen zum Balanoglossus haben, wie die Dreitheilung des Körpers (mit dem dreitheiligen Cölom, einem vorderen unpaaren und zwei paarigen Cölomsäcken), das Vorhandensein von Kiemenspalten und eines dorsalen Darmdivertikels (des Notochords) im zweiten Körperabschnitt zeigt. Der Habitus des in „Rüssel" (Proboscis, Mundscheibe, Kopfschild), Kragen und Rumpf (besser in Proto-, Meso- und Metasoma) zu theilenden Körpers mit seinem vom zweiten Körperabschnitt ausgehenden Tentakelapparat ist freilich von demjenigen der Enteropneusten sehr verschieden, und die Fähigkeit der Vermehrung durch Knospung kommt als weiterer auffallender Unterschied noch hinzu. Die letztere gewinnt dadurch, dass sie sich an Thierformen vollzieht, deren nächste Verwandte diese Fähigkeit nicht besitzen, noch besonders an Interesse, wie auch durch die Thatsache, dass es sich um recht hoch stehende Thierformen handelt. Am ehesten möchte man die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Pterobranchier noch mit derjenigen der ectoprocten und endoprocten Bryozoen vergleichen, wozu auch die in der Ausbildung des Tentakelapparats gegebene äussere Aehnlichkeit der Individuen verführt. Obwohl man die Pterobranchier auch zu den Bryozen in Beziehung gebracht hat, soll darauf natürlich kein besonderes Gewicht gelegt werden, ebensowenig wie auf den äusseren Habitus im Vollzug der Knospung, der bei Cephalodiscus ähnlich wie bei einzelnen Endoprocten (*Loxosoma*) zur Ablösung der Knospen führt, während diese bei *Rhabdopleura* zur Bildung eines Stockes mit einander verbunden bleiben. Die verzweigten Stöckchen, die übrigens auch bei *Cephalodiscus* durch Ausbildung des Coenoeciums zu Stande kommen, zeigen eine zum mindesten äussere Aehnlichkeit mit den Bryozoenstöcken.

1. Cephalodiscus.

Nachdem das eigenartige, nur wenige Millimeter lange Thier vom Challenger aufgefunden und durch Mc Intosh beschrieben worden war, wurde auch seine Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bekannt und neuerdings wiederholt studirt (Masterman, 1900; Harmer, 1905; Andersson, 1907; Schepotieff, 1908).

A. Morphologisches.

Cephalodiscus besitzt als ersten Körperabschnitt (Protosoma) eine ziemlich umfangreiche Mundscheibe (Fig. 496), von welcher die ganze Gruppe auch den Namen der Discocephala erhielt; darauf folgt der Kragen (Mesosoma), von dessen Rückenseite vier bis sechs Paar gefiederte

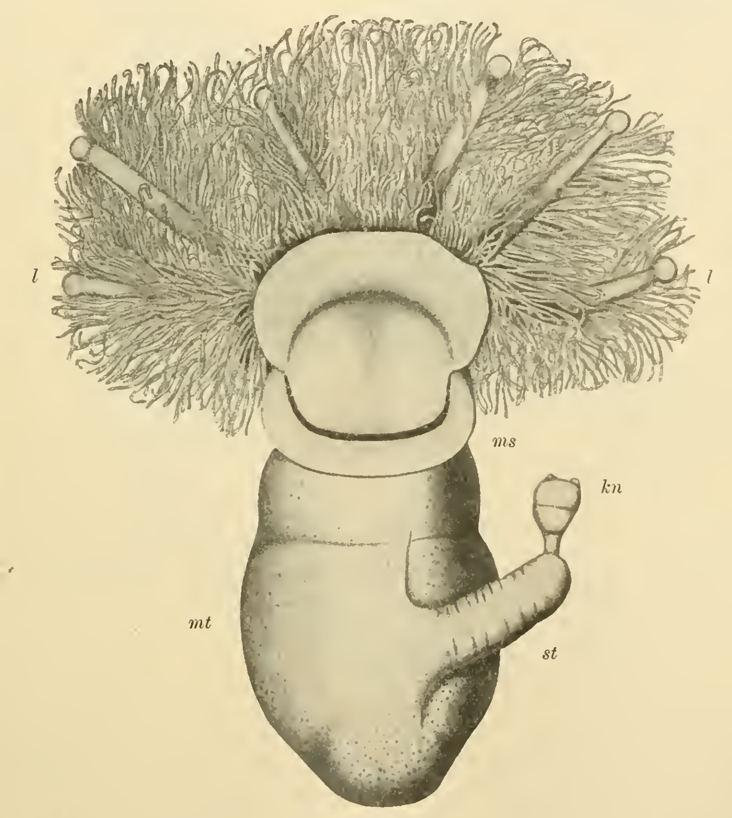


Fig. 496. Cephalodiscus dodecalophus, von der Ventralseite gesehen. (Nach Mc Intosh, 1887.)
kn Knospe, *l* Lophophorarme, von ihnen umgeben die Mundscheibe (Protosoma), dahinter der Kragen (Mesosoma *ms*) und Rumpf (Metasoma *mt*), *st* Stiel mit Knospe (*kn*).

Tentakel ausgehen und als dritter Körperabschnitt (Metasoma, Harmer, Andersson) der plumpe, sackförmige Rumpf mit seiner stielartigen Verlängerung an der Ventralseite oder hinten am Körper, die am freien Ende eine Vertiefung, den Saugnapf zeigt (Fig. 496 u. 497 *A*). Die Mund-

scheibe ragt ventral über die Mundöffnung vor, von der aus sich der Vorderdarm in den Kragen erstreckt, um hier als dorsales, nach vorn gerichtetes Divertikel das Notochord abzugeben (Fig. 497 *A*). An dem ziemlich umfangreichen Pharynx ist ein Paar Kiemenspalten bemerkbar, die sich dicht hinter den Kragenporen (des zweiten Cöloms) nach aussen öffnen (Fig. 497 *B*). Ein kurzer Oesophagus verbindet den Pharynx mit dem weiten Magen, von dessen ventral gelegenem Hinterende das lange Darmrohr schon bald dorsalwärts umbiegt, um an der Rückenseite in der Nähe des Vorderendes auszumünden (Fig. 497 *A*).

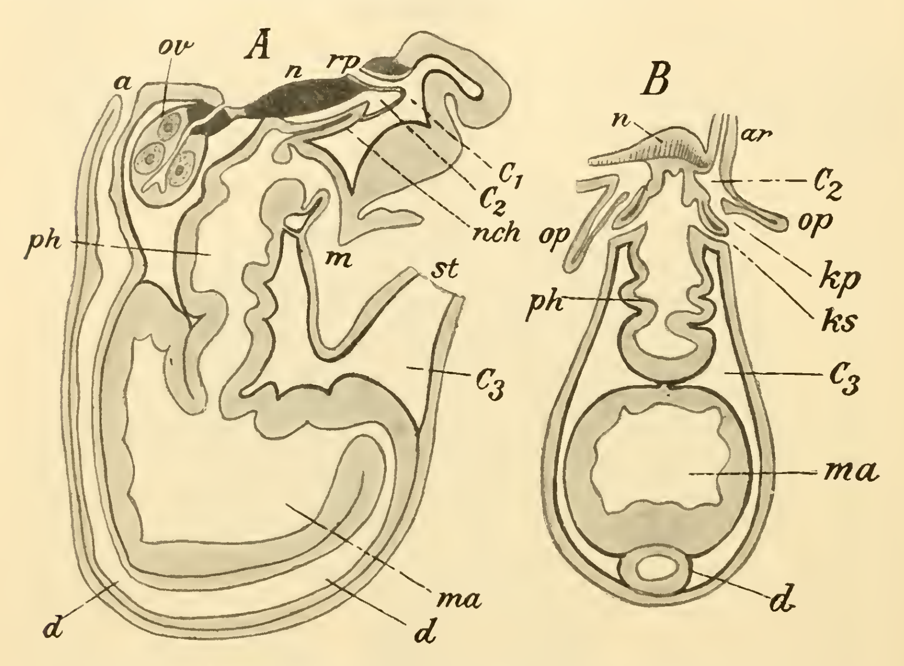


Fig. 497. *A* Sagittalschnitt, *B* Frontalschnitt von Cephalodiscus dodecalophus zur Erläuterung des inneren Baues. (Nach S. F. Harmer, 1904.)

a After, *ar* Lophophorarm, c_1—c_3 Proto-, Meso- und Metacöl, *d* Darmkanal, *kp* Kragenporus, *ks* Kiemenspalte, *m* Mundöffnung, *ma* Magen, *n* Nervensystem, *nch* Notochord, *op* Operculum, *ov* Ovarium, *ph* Pharynx, *rp* Rüsselporus, *st* Bauchstiel.

In der Mundscheibe findet sich der vordere, unpaare Cölomsack (Protocöl) der durch zwei symmetrisch, rückenständig von der Notochordspitze gelegene Poren nach aussen mündet (Fig. 497 *A* u. *B*). Dahinter, an der Dorsalseite des Kragens, liegt die umfangreiche Masse des Centralnervensystems in der Körperwand (Fig. 497 *A*). Der Kragen enthält paarige Cölomsäcke (Mesocölien), die durch zwei seitliche Poren unter einer nach hinten gerichteten Kragenfalte ausmünden (Fig. 497 *B*), während das dritte sehr umfangreiche Paar der Cölomsäcke (Metacölien) nach aussen abgeschlossen ist; es nimmt einen beträchtlichen Theil des Rumpfes ein und setzt sich in den Stiel fort, in dem es freilich durch Bindegewebe und Musculatur stark eingeengt wird (Fig. 497 *A*). Ausserhalb der Cölomhöhlen finden sich Blutbahnen, die mit dem Herzen in Verbindung stehen; das Herz selbst gehört dem Bereich der Mundscheibe an und erscheint als Einfaltung des in der Mediane des vorderen Körperabschnittes gelegenen

Pericardialsacks, welcher selbst von den vorderen Divertikeln des zweiten Cölomsackpaares begrenzt wird. Vorn im Körper, zwischen Pharynx und Enddarm, liegen auch die Gonaden und münden durch kurze Ausführungsgänge dorsal zwischen Centralnervensystem und After aus (Fig. 497 *A*).

B. Entstehung und weitere Ausbildung der Knospen.

Nach der für das Verständniss der Knospungsvorgänge wünschenswerthen Orientirung über die Organisation von Cephalodiscus ist zunächst hervorzuheben, dass die Knospen am Rande der saugnapfähnlichen Endvertiefung des Stiels gebildet werden (Fig. 496). Sie scheinen hier paarweise aufzutreten und entstehen als rundliche, sich

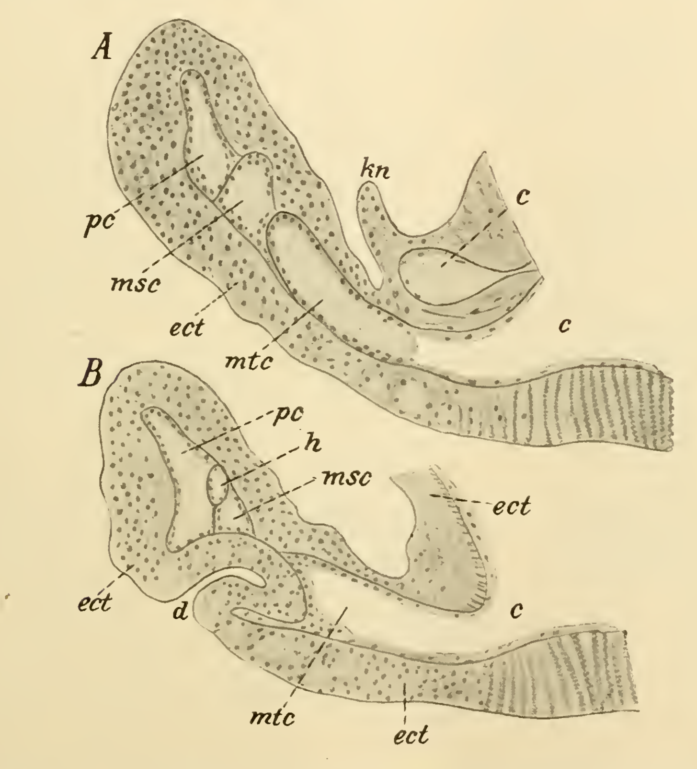


Fig. 498. *A* Längsschnitt durch eine jüngere (*kn*) und etwas ältere Knospe von C. dodecalophus, letztere mit Proto- Meso- und Metacöl, *B* noch etwas ältere Knospe mit den Cölomsäcken und der ventralen Ectodermeinstülpung (*d*), die zur Darmbildung führt. (Nach SCHEPOTIEFF, 1908.)

c Cölom, *d* Darmanlage, *ect* Ectoderm, *h* Herzanlage, *msc* Mesocöl, *mtc* Metacöl, *pc* Protocöl.

bald höher erhebende Höcker, die vom Ectoderm des Stiels gebildet werden und in die sich bald das Stielcölom fortsetzt, so dass die Knospe hohl erscheint (Fig. 498). Eine Anschwellung des freien Knospenendes gibt sich, indem sie sich vom übrigen Knospenkörper mehr absetzt als Anlage des Mundschilds (Protosom), zu erkennen, und

indem weiter hinten eine ringförmige Einschnürung auftritt, wird die hinteere Grenze des Kragns angedeutet, wodurch also die Eintheilung des Körpers in die drei Abschnitte (Proto-, Meso- und Metasoma) gegeben ist (Fig. 499 u. 500). Durch Wachsthum und Erweiterung der distalen Partien heben sich diese von dem schmalen Proximaltheil, dem Knospenstiel, ab (Fig. 498—500).

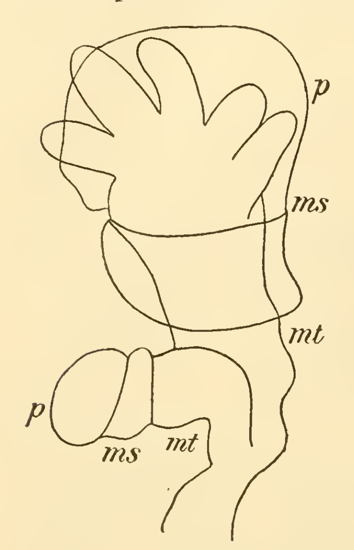


Fig. 499. Ein Knospenpaar am Rand der distalen Stielvertiefung von C. dodecalophus, die kleine Knospe mit der Theilung des Körpers in die drei Abschnitte, die grössere mit Mundscheibe und den Lophophorarmen am Mesosoma. (Nach SCHEPOTIEFF, 1907.)

p Protosoma (Mundschild), *ms* Mesosoma (Kragen), *mt* Metasoma (Rumpf).

Während der fortschreitenden Verbreiterung des Kopfschildes tritt in der mittleren Partie des Kragenrückens das erste Paar der vorderen Lophophorarme auf (Fig. 500 *A* u. *B*), denen bald ein zweites Paar ähnlicher Ausstülpungen der Körperwand folgt, sowie ein drittes Paar, welches sich auswärts, d. h. beiderseits von den schon vorhandenen median liegenden 4 Armen anlegt (Fig. 499 u. 500 *C* u. *D*). Darauf folgt die Anlage der hinteren 3 Armpaare, und zwar, wie es scheint, in umgekehrter Reihenfolge (MASTERMAN, SCHEPOTIEFF). Die zuerst angelegten Arme beginnen schon bald die pinnulaartigen Verzweigungen

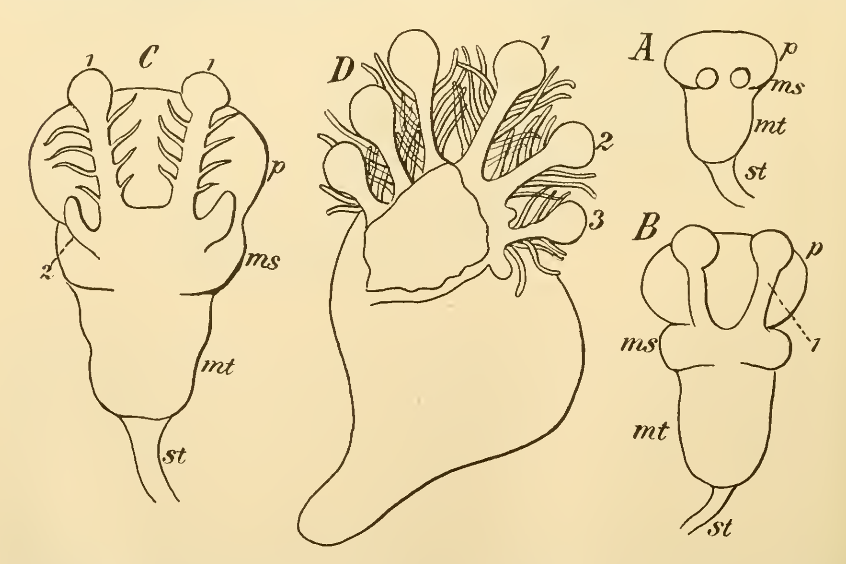


Fig. 500. Knospungsstadien von C. dodecalophus zur Erläuterung der entstehenden Dreitheilung und des Auftretens der Lophophorarme, *A*—*C* Dorsal-, *D* Ventralansicht, Mundscheibe abgeschnitten. (Nach MASTERMAN, 1900.)

1—*3* die drei vorderen Armpaare, *p* Protosoma, *ms* Mesosoma, *mt* Metasoma.

zu bilden (Fig. 500 *C* u. *D*). Als Ausstülpung der ventralen Körperwand entsteht der Stiel der Knospe.

Entsprechend der äusseren Gliederung der Knospe tritt auch bald eine Zertheilung des Innenraums ein. Als Fortsetzung des Stiel-(Meta-)Cöloms zeigen junge Knospen zwei durch ein medianes Septum geschiedene Hohlräume. Davon trennt sich durch Auftreten eines quergerichteten Septums und Schwinden des vorderen Theils der Längsscheidewand das Protocöl und später durch eine weitere Querwand das Mesocöl ab (Fig. 498 u. 501). Nun stehen also nur noch die Metacölien mit dem Cölom des Stiels, d. h. mit dem des Mutterthiers in Verbindung; dieser Zusammenhang bleibt noch längere Zeit erhalten, um schliesslich mit der weiteren Ausbildung der Knospe unterbrochen zu werden.

Die Frage, ob erst zwei durch das Medianseptum getrennte Räume in der Knospe vorhanden sind oder ob das Septum nicht ganz bis vorn hin reicht und hier von Anfang an ein unpaarer Raum, das spätere Protocöl, besteht, wie in Uebereinstimmung mit der Embryonalentwicklung wahrscheinlicher ist, kann hier nicht entschieden werden; die Beobachtungen über diesen Punkt lauten verschieden (Masterman, Harmer, Andersson, Schepotieff).

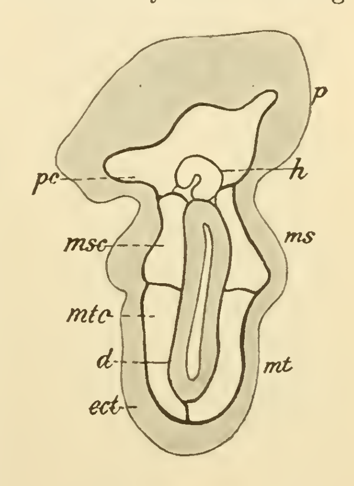


Fig. 501. Längsschnitt der Knospe durch die dorsale Körperregien, etwas schematisirt. (Nach Schepotieff, 1908.
d Darmkanal, *ect* Ectoderm, *h* Herzanlage, *ms* Mesosoma, *msc* Mesocöl, *mt* Metasoma, *mtc* Metacöl, *p* Protosoma, *pc* Protocöl.

Sehr in die Augen fällt die Aehnlichkeit im Bau dieses Körperstadiums (Fig. 501) mit den ebenfalls durch ihr dreitheiliges Cölom ausgezeichneten Entwicklungsstadien des Balanoglossus. Bei diesem entsteht das Protocöl durch Abschnürung einer unpaaren Blase vom Gipfel des Urdarms, wie aus der von Bateson und neuerdings von Heider (1909) für die Tornaria gegebenen Darstellung zu entnehmen ist. Das Gleiche gilt offenbar auch für die Entstehung des Protocöls in der Larve von Cephalodiscus (Andersson), und wie bei Balanoglossus scheinen auch die paarigen Meso- und Metacölien bei Cephalodiscus nach Andersson's Angaben vom Urdarm sich abzuschnüren. In der Knospe entstehen sie durch Abgliederung von einem Divertikel des Metacöls, zeigen also einen Ursprung, welcher von dem in der Embryonalentwicklung hinsichtlich des zu Grunde liegenden Materials nicht differirt, wenn auch freilich die Entwicklungsweise selbst eine verschiedene ist.

Die Entwicklungsvorgänge in der Knospe mit denen der Embryonalentwicklung zu vergleichen, ist vorläufig nicht recht durchführbar, solange man über die letztere noch verhältnissmässig wenig weiss. Eine gewisse Aufklärung haben allerdings die bei der ungemein grossen Schwierigkeit der Materialbeschaffung um so dankenswerteren Mittheilungen von Harmer (1905) und Andersson (1907) gegeben, auf die wir uns in dem Vorstehenden hauptsächlich zu stützen hatten.

Noch ehe die Ausbildung des Cöloms so weit, wie oben geschildert, vorgeschritten ist, tritt an der Ventralseite zwischen Proto- und Metasom eine Einsenkung des Ectoderms auf, die bald recht umfangreich wird und zur Bildung des Darmkanals Veranlassung gibt (Fig. 498 *B*); indem sie gegen die Dorsalwand vordringt, trennt sie das Protocöl von dem paarigen Mesocöl (Fig. 501). Die Einstülpungsöffnung liefert den Mund, während die hintere Partie sehr umfangreich, sackförmig und dadurch zum Magen wird, von welchem als rohrförmige Verlängerung der übrige Mitteldarm ausgeht. Inwieweit dieser als hinteres Divertikel des Magens entsteht und zur Bildung des Enddarms nach vorn umbiegt (Fig. 497), oder ob der letztere von einem Proctodaeum aus gebildet wird, das sich mit dem Mitteldarm in Verbindung setzt, lässt sich aus den vorliegenden Angaben nicht mit Sicherheit erkennen (Masterman, Harmer, Schepotieff, Andersson).

Die Dorsalwand der Ectodermeinstülpung liefert als eine nach vorn gerichtete Ausstülpung die Notochorda (Fig. 497), deren Axialkanal durch Verengerungen und Erweiterungen zu blasenartigen Bildungen Veranlassung gibt. — Als Divertikel des Pharynx, die mit dem äusseren Ectoderm verschmelzen, entstehen die Kiemenspalten (Fig. 497 *B*, Masterman, Harmer).

Die Entwicklung des Darmkanals erregt wegen der rein ectodermalen Entstehung besonderes Interesse. Zwar ist von Fowler (1904) für Rhabdopleura angegeben worden, dass der Darmkanal der Knospe dort von einem im Mesenterium des mütterlichen Stiels enthaltenen Entodermrohr herrühre und demnach ähnliche Verhältnisse wie bei der Stolonenknospung der Tunicaten beständen, doch wird diese Angabe nicht für wahrscheinlich gehalten (Harmer, 1905) und die Autoren stimmen hinsichtlich des ectodermalen Ursprungs des Darmkanals in der Knospe von Cephalodiscus ziemlich überein (Masterman, Harmer, Schepotieff, Andersson). Nach dem, was man durch die neueren Untersuchungen von Harmer (1905) und Andersson (1907) über die Entwicklung dieser Thiere weiss, entsteht der Darmkanal des Embryos in Uebereinstimmung mit entsprechenden Vorgängen bei verwandten Thierformen, nach Andersson unter Vermittlung der Invaginationsgastrula wie bei Balanoglossus. Somit kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es sich bei der Darmbildung in der Knospe um eine Abweichung von der Embryonalentwicklung handelt und somit ähnliche Verhältnisse wie bei den Bryozoen und den Tunicaten vorliegen (vgl. p. 692—693, 743 ff).

In Form von Ectodermeinstülpungen, welche mit den Pro- und Mesocölien in Verbindung treten, bilden sich die Rüssel- und Kragenporen und in entsprechender Weise entstehen die Ausführungsgänge der Gonaden, welche ihrerseits als Wucherungen des Cölomepithels in den Metacölien ihren Ursprung nehmen (Fig. 497 *A* u. *B*, Masterman, Harmer, Schepotieff).

Vom Protocöl aus entsteht anscheinend der Pericardialsack, und zwar nach Schepotieff's Angabe als die rechtsliegende Abtheilung des paarigen Sackes, während Andersson in Uebereinstimmung mit seinen Beobachtungen an Embryonen das Pericardium eher von den linksseitigen Partien des Protocöls herleiten möchte. Dass es von diesem aus entsteht, ergibt sich mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auch aus den Angaben Harmer's. Es scheint bald eine mediane Lage einzunehmen,

wodurch die Beurtheilung seiner Herkunft erschwert wird. Durch Einfaltung der Wand des Pericardialschlauchs entsteht das Herz, welches mit Spalträumen in den Septen, den späteren Blutgefässen in Verbindung tritt (Fig. 498 u. 501).

Während die Knospen ihre, hier nur kurz skizzirte Ausbildung erlangten, erfolgte durch stärkeres Wachsthum ihrer Dorsalpartie eine allmähliche Verlagerung der bisher das Hinterende des Körpers bildenden Verbindungsstelle des Stiels mit der Knospe nach deren Ventralseite. Hierauf geht eine fortschreitende Verschmälerung des Knospenstieles und schliesslich dessen Durchschnürung, d. h. die Ablösung der Knospe vom Stiel und damit die Trennung von der Mutter vor sich. Unter Umständen bleiben die Knospen recht lange vereinigt und Gruppen mehr oder weniger ausgebildeter Knospen, bezw. Reste der einzelnen Thiere oder ihrer Knospenstiele finden sich in den Cönöcien vor, wie es z. B. HARMER von C. gracilis abbildet (Fig. 502).

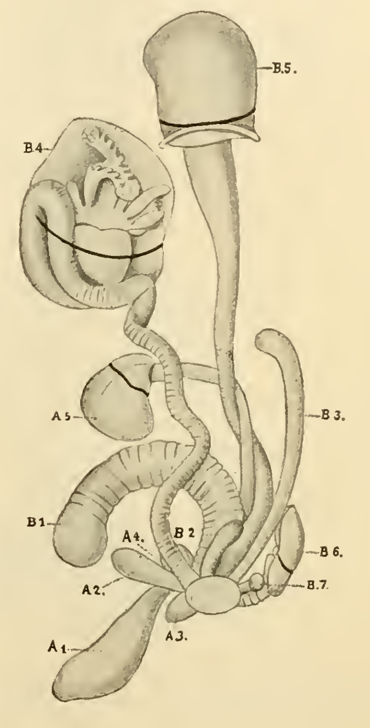


Fig. 502. Gruppe von Knospen des Cephalodiscus gracilis. (Nach F. C. HARMER, 1905.) Zwei Knospensysteme (A u. B) sind vermengt, A_1—A_4 vier degenerirte Stiele und A_5 Knospe des einen Systems (A), B_1—B_3 degenerirte Stiele, B_4—B_7 mehr oder weniger ausgebildete Knospen des anderen Systems (B).

Die frei gewordenen Knospen oder Blastozoide leben wie die auf geschlechtlichem Wege entstandenen Individuen in einer gemeinsamen Wohnröhre oder sie verlassen diese, um ein neues Cönöcium zu bilden. Bei Orthoecus z. B. lebt jedes Individuum in einer besonderen Wohnkammer (ANDERSSON). Diese Cönöcien werden durch Abscheidung einer gallertigen, erhärtenden Substanz von Seiten des besonders am Protosom sehr drüsenreichen Körperepithels gebildet. An der Innenwand des Cönöciums heften sich die Thiere mit der Saugscheibe des Stieles an, während ihnen sonst das Protosom als Bewegungsorgan dient. ANDERSSON sah sie damit kriechend aus den Oeffnungen der Wohnröhren herauskommen und sich ebenso an der Aussenwand fortbewegen. Die in den Arbeiten von MC INTOSH, HARMER und ANDERSSON ausführlich beschriebenen Cönöcien bestehen aus verzweigten oder unverzweigten, kriechenden oder aufrecht stehenden und dann häufig in grösserer Zahl dicht an einander liegenden Röhren mit gemeinsamen oder getrennten Räumen für die Thiere. Da diese letzteren nicht in directer (geweblicher) Verbindung mit einander stehen, kann man von einer Coloniebildung im eigentlichen Sinne nicht sprechen, obwohl es im Hinblick auf das enge Zusammenleben der Individuen häufig geschieht.

2. Rhabdopleura.

A. Morphologisches, Coloniebildung und Stolo.

Bei Rhabdopleura bleiben die durch Knospung entstehenden Individuen mit einander verbunden, so dass wirkliche Colonien, kleine Stöckchen, gebildet werden, die in ganz ähnlicher Weise wie bei Cephalodiscus aus einer von den Thieren abgeschiedenen, verzweigten Wohnröhre und den in ihr lebenden, aber fester mit ihr, wie unter einander verbundenen Individuen, bestehen (Fig. 503). Diese sind noch kleiner als diejenigen von Cephalodiscus und messen nur Bruchtheile eines Millimeters an Länge (die ♀ 0,12 mm, die ♂ 0,35 mm), wie auch die ganzen, fadenförmig erscheinenden Colonien nur etwa 1—2 cm lang werden und sich selten weiter als über 1 qcm erstrecken, wenn auch gelegentlich solche von 5 bis 7½ cm beobachtet werden.

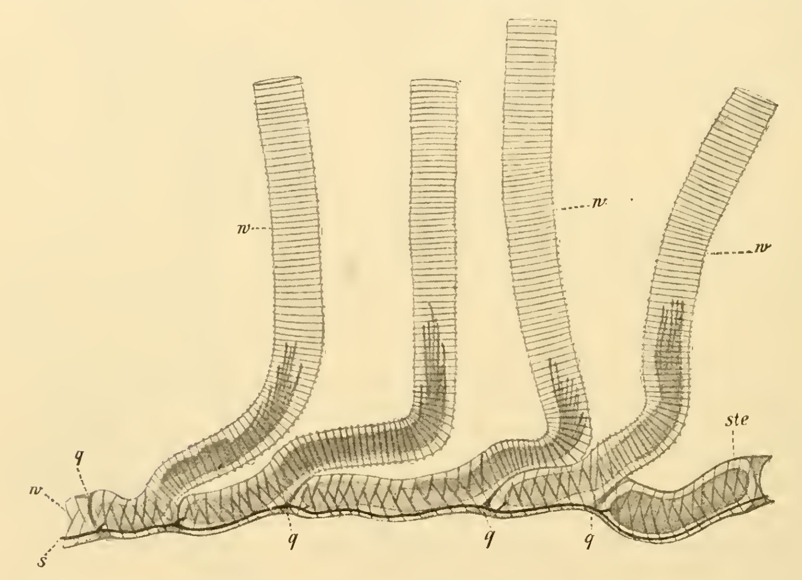


Fig. 503. Ein Stück der Colonie von Rhabdopleura Normanni mit zurückgezogenen Individuen. (Nach SCHEPOTIEFF, 1907.)
q Querscheidewand, *s* Stolo, *ste* sterile Knospe, *w* Wohnröhre.

Sowohl in der äusseren Körperform wie im inneren Bau zeigt Rhabdopleura eine weitgehende Uebereinstimmung mit Cephalodiscus (Fig. 504), wie dies aus einer von SCHEPOTIEFF (1908) gegebenen Zusammenstellung der Hauptcharactere und Hervorhebung der Unterschiede zu entnehmen ist. Zu letzteren gehört besonders auch das Vorhandensein von nur zwei Lophophorarmen am Mesosoma des ebenfalls dreitheiligen und auch bezüglich seiner Cölomverhältnisse mit Cephalodiscus übereinstimmenden Körpers der Rhabdopleura (Fig. 497 und 504).

Ein weiterer Unterschied, welcher mit dem Knospungsvermögen in directem Zusammenhang steht und deshalb hier von besonderer Bedeutung ist, liegt in der Ausbildung eines Stolo. Dieser Stolo erscheint als Fortsetzung des contractilen Stieles, den wir bereits bei

Cephalodiscus als unpaare Ausstülpung der ventralen Körperwand kennen lernten und der dort an seinem freien Ende die Knospen trägt (Fig. 496, p. 695). Bei Rhabdopleura wird dieser Stiel (Fig. 504) sehr lang, und da er ebenfalls musculös ist, dient er zum Zurückziehen der Blastozoide in die Röhre, innerhalb deren die Einzelthiere sehr beweglich sind. Die Stiele der Einzelindividuen gehen in die Seitenzweige des Hauptstolo über, erscheinen also als Verzweigungen des letzteren, welcher im Allgemeinen dem kriechenden Stamm der Colonie angehört, während sich die Seitenzweige von diesem frei erheben. Stamm wie Zweige des Stockes sind von der schon erwähnten Hülle umgeben, welche die Wohnröhre bildet (Fig. 503).

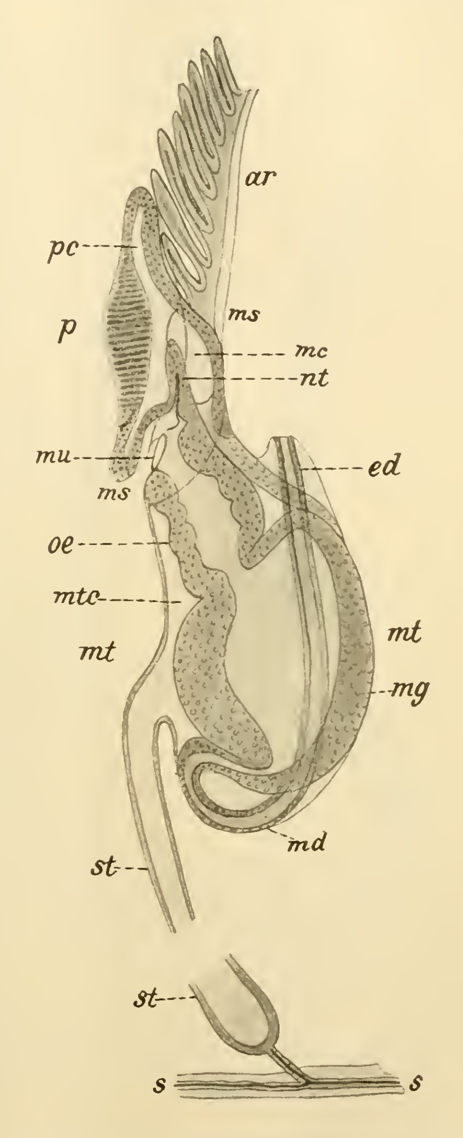


Fig. 504. Längsschnitt durch ein Individuum von Rhabdopleura Normanni zur Erläuterung des Baues. (Etwas schematisirt nach SCHEPOTIEFF, 1907.)
ar Lophophorarm, *ed* Enddarm, *md* Mitteldarm, *mc* Mesocöl, *mg* Magen, *ms* Mesosoma (Kragen), *mt* Metasoma (Rumpf), *mtc* Metacöl, *mu* Mundöffnung, *nt* Notochord, *oe* Oesophagus, *p* Protosoma (Mundscheibe), *pc* Protocöl, *s* Stolo, *st* contractiler Stiel des Körpers; die mittlere Partie des Stiels ist weggelassen.

Ohne Kenntniss der Embryonalentwicklung ist es schwer, über die erste Entstehung des Stolo Genaueres zu sagen, doch muss es für wahrscheinlich gehalten werden, dass er als Ausstülpung der Rumpfwand des die Colonie einleitenden ersten Individuums (Oozoids) zu Stande kommt, ähnlich wie es von den Knospen aus geschieht. Bei diesen lässt er sich zuerst in Form einer konischen Verdickung an der Knospenbasis beobachten (Fig. 506 *A*); in sie dringt das Rumpfcölom alsbald ein, und wenn sie weiter auswächst, stellt der Stolo ein aus dem Ectoderm und der peritonealen Auskleidung bestehendes Rohr dar, welches durch ein medianes Septum in zwei Räume geschieden wird, entsprechend der rechten und linken Hälfte des Metacöls, deren directe Fortsetzung die beiden Räume bilden (Fig. 504, Fig. 506 *A* u. *F*). Durch diese Zweitheilung seines Innenraumes erinnert der Stolo von Rhabdopleura sehr an die Stolonen

der Tunicaten (vgl. Fig. 538, p. 738 u. Fig. 563, p. 766, Fig. 575—577, p. 778), doch ist dabei wohl weniger an genetische Beziehungen, als daran zu denken, dass beim Vorhandensein der entsprechenden Grundlagen eine derartige Bildung wiederholt und von den anderen unabhängig zu Stande kommen konnte.

B. Entstehung und weitere Entwicklung der Knospen.

Aus dem so gebauten Stolo gehen die Knospen bezw. Seitenzweige hervor, doch sind auch noch andere, modificirte Strecken vorhanden. Das Stoloectoderm ist befähigt, dieselbe Substanz, aus der das Wohnrohr besteht, um sich auszuscheiden, so dass der Stolo jetzt, von einer besonderen Hülle umgeben, als ein dünner Strang in dem Hauptrohr liegt (Fig. 503 u. 505). Diese eingeschlossenen Partien enthalten bald durch Schwinden der medianen Scheidewand eine gemeinsame Höhle; ihre Hülle färbt sich, wohl durch den Einfluss des darunter liegenden pigmentirten Epithels schwarz, und auch im Innern wird eine consistentere Substanz ausgeschieden (der sogenannte Stab von Schepotieff), die eine Art von Axenfaden bildet. Die derartig umgewandelten Theile des Stolo liefern keine Knospen mehr, sondern dieser „schwarze Stolo" ist hauptsächlich in den kriechenden Partien des Stockes enthalten, geht aber auch noch auf die Seitenzweige über, indem er die basalen Theile der Knospenstiele bildet, die sich dann in die distalen oder contractilen Stiele selbst fortsetzen (Fig. 503—505). Indem an den noch bildungsfähigen Partien des Stolo Knospen auftraten, entstanden die Seitenzweige, bezw. die ihnen zugehörigen Blastozoide, welche dann ebenfalls wieder Knospen bilden können und dadurch zu einer weiteren Verzweigung des Stockes Anlass geben.

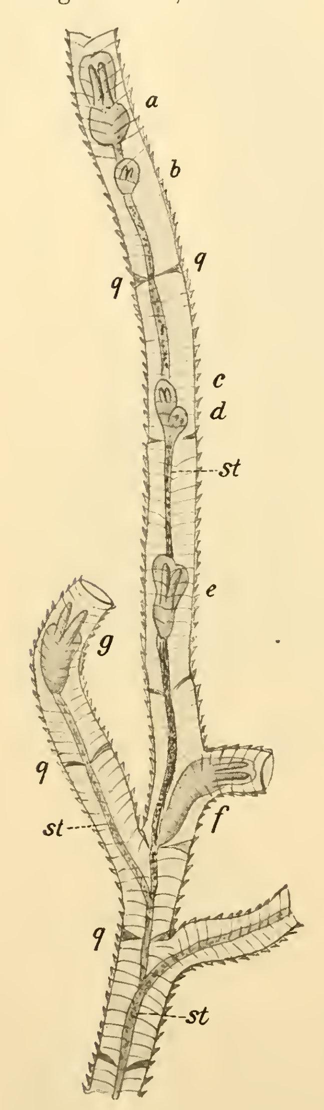


Fig. 505. Theil des Stockes von Rhabdopleura Normanni zur Erläuterung der Knospung. (Etwas schematisirt nach Ray Lankester, 1884 u. Schepotieff, 1907.)

a u. *b* ältere und jüngere Knospe am Ende der Wohnröhre, *c* u. *d* ein Paar weiter nach hinten gelegener junger Knospen, *e* etwas ältere Knospe, *f* ältere Knospe, welche die Wohnröhre durchbrochen und einen kurzen neuen Ast der Röhre aufgesetzt hat, *g* ältere Knospe im Nebenzweig, *q* Scheidewand, *st* Stolo.

An den weiter wachsenden, freien Stoloenden treten immer zwei Knospen auf, nämlich eine vordere, bereits weiter entwickelte, und

eine hintere Knospe, die immer viel jünger ist als die andere (Fig. 505). Aehnlich liegen die Verhältnisse zuweilen auch an den Seitenzweigen, die vom schwarzen Stolo ausgehen, doch pflegen die Knospen hier meistens nicht zu zweien, sondern nur einzeln aufzutreten. Mehr distalwärts liegende Knospenpaare sind gewöhnlich weiter entwickelt als die proximal gelegenen (Fig. 505). In der Umgebung der zur Entwicklung gelangenden Knospen oder junger, vom Hauptstolo oder den Seitenzweigen auswachsenden Stolonen wird immer wieder neue Substanz zur Ergänzung und Weiterbildung der Wohnröhre abgeschieden. Wir folgen hier, wie auch bei der späteren Darstellung der Knospungsvorgänge, hauptsächlich den neueren, eingehenden Angaben von Schepotieff (1907), obwohl sich auch schon Ray Lankester (1884) mit der Knospung von Rhabdopleura beschäftigte und Fowler sie später (1904) wieder untersuchte. Bezüglich der Einzelheiten dürfen wir auf die genannten Untersuchungen verweisen, besonders auch auf Ray Lankester's zwar schon weiter zurück liegende, aber die Hauptzüge des Knospungsvorganges bereits festlegende Schilderung.

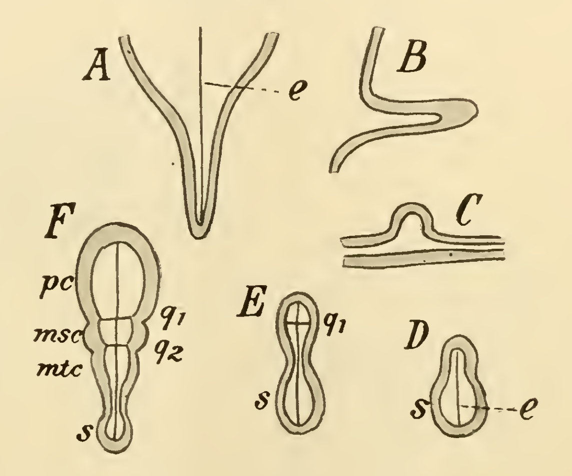


Fig. 506. Schematische Darstellung der frühen Knospungsstadien von Rhabdopleura. (Nach Schepotieff, 1907.)

A junger Stolo mit Längsseptum (*e*), *B* junger Stolo von der Seite, *C* junges Knospenstadium am Stolo (*s*), *D* junge Knospe mit Längsseptum (*e*), *E* junge Knospe mit Längs- und Querscheidewand (q_1) auch am Stolo (*s*), *F* Knospe mit den beiden Quersepten (q_1 u. q_2). Proto-, Meso- u. Metacöl (*pc*, *msc* u. *mtc*) sowie Stolo (*s*).

Wie es vorher von dem in Bildung begriffenen Stolo angegeben wurde, entstehen auch die Knospen, die zur Entwicklung neuer Individuen führen, am Stolo als Ausbuchtung der Körperwand, und zwar so, dass sich das mediane Längsseptum des Stolo in die Knospenanlage erstreckt und sie in zwei Innenräume, die Fortsetzung derjenigen des Stolo, theilt (Fig. 506). Diese Verbindung des Rumpfcöloms der Mutter mit dem Knospencölom bleibt erhalten, wenn das letztere durch die von den Seiten her in Form einer Querscheidewand sich vorschiebenden Peritonealzellen in je zwei und bald nachher durch Wiederholung desselben Vorganges in je drei Räume getheilt wird (Fig. 506 *E*, *F*, Fig. 507). Durch die Bildung erst des vorderen und dann des hinteren Querseptums entstehen die Proto-, Meso- und Metacölien, die characteristische Dreitheilung der Knospe in Proto-, Meso- und Metasoma (Kopfschild, Kragen und Rumpf) ist also gegeben (Fig. 507). Sie tritt auch äusserlich bald hervor, indem sich das Protosoma zum Kopf- oder Mundschild (Rüssel) verbreitert und sich dadurch von dem schmäleren Mesosoma (Kragen) absetzt

(Fig. 506 u. 507). Von dem dritten, wieder umfangreicheren Körperabschnitt (Metasom, Rumpf) hebt sich durch starke Verschmälerung der Knospenstiel ab (Fig. 507—509).

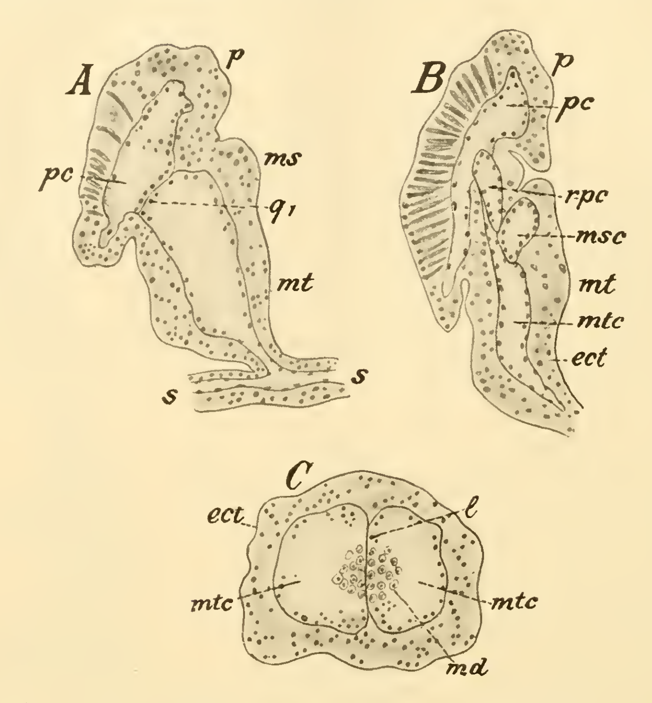


Fig. 507. *A* u. *B* Längsschnitte durch Knospen in verschiedenen Altersstadien zur Erläuterung der Dreitheilung des Cöloms. (Nach SCHEPOTIEFF, 1907.)

A mit einem Querseptum (q_1), *B* mit beiden Quersepten, *C* Querschnitt durch die Rumpfpartie einer etwas älteren Knospe.

ect Ectoderm, *l* Längsseptum, *md* vermuthliche Mitteldarmanlage, *ms* Mesosoma, *msc* Mesocöl, *mt* Metasoma, *mtc* Metacöl, *p* Protosoma, *pc* Protocöl, q_1 1. Querscheidewand, *rpc* rechtes Protocöl, *s* Stolo mit seiner Cölomhöhle.

Am Kragen treten als Ausstülpungen der dorsalen Körperwand bald die beiden Arme auf, die dann in die Länge wachsen und erst viel später ihre Fiederung erhalten (Fig. 508). Auf die äusseren und inneren Umgestaltungen, welche schliesslich zur Erlangung der endgültigen Organisation führen, soll hier nicht näher eingegangen werden, da dies bei Cephalodiscus geschah und die Vorgänge im Ganzen übereinstimmend verlaufen, wie schon die grosse Aehnlichkeit der hier besprochenen frühen Stadien der Knospenentwicklung erwarten lässt. Gewisse Verschiedenheiten sind in der Organisation begründet, wie das Vorhandensein nur zweier Lophophorarme oder eines Paares offener Kiemenrinnen anstatt der Kiemenspalten des Cephalodiscus, doch hat das Studium der Knospenentwicklung über diesen letzten Punkt bisher keine Aufklärung gebracht.

Theils in Uebereinstimmung, theils in Abweichung von den für Cephalodiscus gemachten Angaben über die Ausbildung der Knospen sei erwähnt, dass nach SCHEPOTIEFF (wie bei Cephalodiscus) das rechtsseitige Protocöl zur Ausbildung des Pericardiums und Herzens

Verwendung findet, welche Angabe von ANDERSSON für unwahrscheinlich gehalten wird. — Ferner bestehen Differenzen in der Auffassung des Darmkanals, die in mancher Hinsicht von Interesse sind.

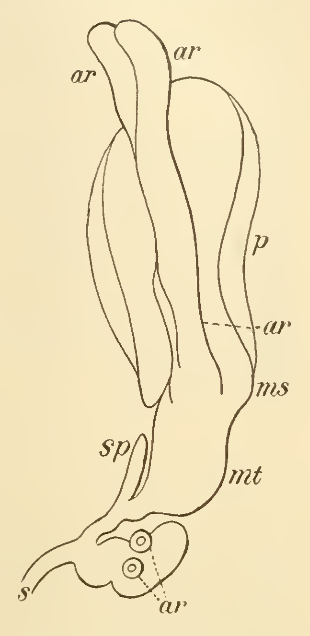


Fig. 508. Das Ende des Stolo mit einer älteren und jüngeren Knospe, erstere mit langen Armen, letztere mit deren knöpfchenförmigen Anlagen am Kragen. (Nach SCHEPOTIEFF, 1907.)
ar Arm- und Armanlagen, *ms* Mesosoma (Kragen, Hals), *mt* Metasoma (Rumpf), *p* Protosoma (Mundschild, Kopfschild), *s* Stolo, *sp* Stolospitze.

Wie schon bei Besprechung der Darmentwicklung von Cephalodiscus erwähnt wurde, soll nach der von FOWLER gegebenen Darstellung ein im Medianseptum des Stolo enthaltenes, vermuthlich entodermales Rohr den Mitteldarm der Knospe liefern, so dass nach dieser Annahme alle drei Keimblätter zu deren Bildung beitragen würden. Der Stolo mit Entodermrohr und zwei seitlichen Räumen würde in mancher Beziehung noch mehr an den Tunicatenstolo erinnern, als dies oben schon hervorgehoben wurde, doch wird jene Angabe für nicht sehr wahrscheinlich gehalten (HARMER, ANDERSSON), auch lauten SCHEPOTIEFF's Mittheilungen über die Entstehung des Mitteldarmes von Rhabdopleura ganz anders. Danach sollen im Rumpfcölom einzelne Zellen auftreten, die sich zu einer dem Septum jederseits anliegenden Gruppe vereinigen, eben der Anlage des Mitteldarmes (Fig. 507 *C*), welche sich

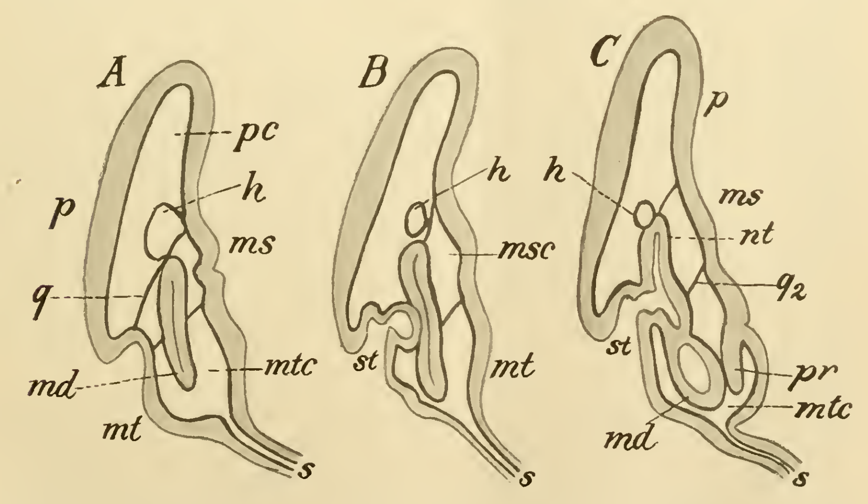


Fig. 509. Schematische Darstellung der älteren Knospungsstadien von Rhabdopleura an Sagittalschnitten. (Nach SCHEPOTIEFF, 1907.)
h Herzbeutel bezw. Herzanlage, *md* Mitteldarm, *ms* Mesosoma (Kragen), *msc* Mesocöl, *mt* Metasoma (Rumpf), *mtc* Metacöl, *nt* Notochord, *p* Protosoma (Mundschild), *pc* Protocöl, *pr* Proctodaeum, *q* u. q_2 1. und 2. Querscheidewand, *s* Stolo, *st* Stomodaeum.

bald vergrössert und durch das hintere Querseptum in die Halsregion eindringt. Obwohl der Ursprung der Zellengruppe zweifelhaft bleibt, wird die Mitteldarmanlage auch hier als „entodermal“ bezeichnet. Mit ihr verbindet sich das erst später als Einstülpung der ventralen Kragenwand gebildete Stomodaeum (Fig. 509 *B*), als dessen dorsales Divertikel nach Fowler die Notochorda entstehen soll, während sie nach Schepotieff von dem „entodermalen“ Mitteldarm aus gebildet wird (Fig. 509 *C*). Inwieweit das vom Magen ausgehende und bald nach vorn umbiegende Darmrohr als Auswuchs des Mitteldarms (Magens) nach hinten entsteht oder in seinem Endtheil von einer Entodermeinstülpung (Proctodaeum, Fig. 590 *C*) geliefert wird, ist aus den vorliegenden Angaben nicht mit Sicherheit zu entnehmen.

Solange man über die Knospen- und besonders Embryonalentwicklung der Rhabdopleura, sowie der Pterobranchier überhaupt, nichts Genaueres als bisher weiss, lohnt es nicht recht, auf diese strittigen Fragen und ihre Bedeutung näher einzugehen, weshalb sie hier nur gestreift wurden.

C. Heteromorphe Knospen, Stockbildung.

Man hat zwischen solchen Knospen zu unterscheiden, welche später Geschlechtsorgane zur Ausbildung bringen und anderen, bei denen dies nicht der Fall ist und die ausserdem auf einer niederen Ausbildungsstufe stehen bleiben. Diese sterilen Knospen, wie sie bezeichnet wurden, zeigen eine sackförmige Gestalt und bestehen aus dem ectodermalen Epithel, sowie aus einer bindegewebsartigen Zellenmasse, die dicht mit Nährsubstanzen, „Dotterkörnern“, erfüllt sein kann. So liegen sie in den Wohnröhren, zuweilen auch von der Hülle fest eingekapselt (Fig. 503), unregelmässig zwischen den Blastozoiden des Stockes vertheilt oder reihenweise angeordnet. Sie wurden schon von Allman und Ray Lankester beschrieben und wohl mit Recht als **Winterknospen, Hibernacula** bezeichnet, also den entsprechenden Gebilden der Bryozoen verglichen. Es scheint, dass sie vor Beginn der ungünstigen Jahreszeit in grösserer Zahl auftreten. Gewiss lässt sich auch daran denken, dass es sich um die Ausbildung einer Art von Nährkammern, etwa wie bei den entsprechend modificirten Individuen mancher Bryozoen und Ascidien (Distomiden, Clavelliniden) handeln könne, so dass dann der Anfang zu einem Polymorphismus vorläge, doch muss diese Frage zunächst unentschieden bleiben (vgl. hierzu p. 672, 731 u. 739).

Im Vergleich mit den Verhältnissen der Bryozoen sei erwähnt, dass nach Verlust von Theilen des Stockes Regenerationsknospen auftreten können, die zur Ausbildung normaler Knospen führen (Schepotieff).

Es ist noch einiges über die Beziehungen der Blastozoide zum Stock und über die Art und Weise zu bemerken, wie sie sich in die Colonie einfügen. Besonders erwähnenswerth ist das für diejenigen Knospen, welche hinter älteren, weiter ausgebildeten Blastozoiden am Stolo innerhalb der Wohnröhren sitzen (Fig. 505). Wie es scheint, und auch schon von Ray Lankester beschrieben wurde, können sie nur auf die Weise zu einer eigenen Wohnkammer gelangen, dass sie nach Erreichen eines gewissen Ausbildungszustandes an der betreffenden Stelle die Wand der Wohnröhre durchbrechen und auf

die so entstehende Oeffnung ein neues Wohnrohr aufsetzen (Fig. 505). Die Bildung der Wohnröhre geschieht in bestimmten Zwischenräumen, woraus sich ihre Ringelung erklärt. Durch Abscheiden einer Querwand in der Wohnröhre isoliren sich die Blastozoide von einander (Fig. 503 u. 505) und leben in Folge dessen jedes in seiner eigenen Wohnkammer, jedoch durchsetzt der Stolo die Querscheidewände und verbindet dadurch die einzelnen Individuen.

Auf die Art der Verzweigung des Stockes soll hier nicht besonders eingegangen werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf die Darstellungen von Ray Lankester und Schepotieff verwiesen, nur ist aus der auf einem reichen Material beruhenden Schilderung des letztgenannten Autors noch hervorzuheben, dass von der übrigen Wohnröhre deren „Anfangsstelle“ zu unterscheiden ist. Sie besteht aus einem spiralig gewundenen oder ringförmigen, bezw. blasenartig aufgetriebenen Theil der Colonie („Embryonalring“, „Embryonalblase“), welcher wie die übrige Wohnröhre in sich den Stolo enthält und mit Blastozoiden besetzt sein kann. Es scheint, dass die Entwicklung der Colonie von dieser „Anfangsstelle“ ausgegangen ist, doch lässt sich Sicheres darüber vorläufig nicht aussagen.

Allgemeines.

Die Knospung der Pterobranchier lässt sich hinsichtlich der Anlage, wie auch der weiteren Ausbildung der Knospe ohne weiteres mit den entsprechenden Vorgängen bei anderen knospenden Thieren vergleichen, d. h. man kann eine gewisse principielle Uebereinstimmung feststellen; im Uebrigen sind diese Vorgänge aber doch besonderer Natur und wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Vertretern anderer Abtheilungen des Thierreichs durch die ihnen zukommende, eigenartige Organisation bestimmt. Wenn im Vorstehenden mehrfach auf die Knospungsvorgänge der Bryozoen und Tunicaten hingewiesen wurde, so bezog sich dies auf gewisse Anklänge in der Organbildung, sowie im Auftreten der Knospen an bestimmten, modificirten Theilen des Körpers (Stolonen) oder in der Ausgestaltung der Colonien, ohne dass damit das Vorhandensein wirklicher Beziehungen angenommen werden sollte. Von Interesse muss es erscheinen, dass wie bei den genannten Abtheilungen des Thierreichs die Entwicklungsvorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ebenfalls gewisse Abweichungen von denen der Embryonalentwicklung zeigen. So wenig im Ganzen bei den Pterobranchiern über diese Dinge bekannt ist, geht doch immerhin daraus hervor, dass jene Entwicklungsvorgänge entsprechend den für die ungeschlechtliche Fortpflanzung bestehenden Bedürfnissen bestimmte Modificationen erfahren können.

Im Hinblick auf die unsichere Stellung der Pterobranchier im System und die Schwierigkeiten in der Beurtheilung ihrer Organisation, lässt sich kein einigermassen sicheres Urtheil über die Auffassung und die Entstehung ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung abgeben. Bemerkenswerth ist ebenfalls, dass die ihnen anscheinend am nächsten stehenden Thiere, die Enteropneusten, überhaupt nicht die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung besitzen und dies ebensowenig bei Phoronis der Fall ist. So wird man doch immer wieder auf die Bryozoen hingeführt, obwohl die Organisationsverhältnisse vielleicht eher auf die Tunicaten hinweisen.

VII. Tunicaten.

Trotzdem die Tunicaten recht hochstehende Thierformen sind, spielt die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei ihnen eine grosse Rolle. Sie kann sich sogar auf eine Weise vollziehen, die einen sehr ursprünglichen Eindruck hervorbringt, indem sie als blosse Quertheilung erscheint, so bei den Polycliniden (Amaroecium) oder auch unter dem Bild einer Längstheilung auftritt, wie es bei den Didemniden und Diplosomiden der Fall sein kann. In Wirklichkeit wird man diese einfach verlaufenden und daher besonders ursprünglich erscheinenden Vorgänge kaum als solche betrachten dürfen, sondern die grössere Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass es sich dabei um modificirte Knospungsvorgänge handelt. Jedenfalls ist die Knospung die bei weitem verbreiteste Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tunicaten, die mit der Annahme der festsitzenden Lebensweise erworben sein dürfte. Im Zusammenhang damit hat sich, wie bei manchen anderen festsitzenden Thieren (Hydroiden, Scypho- und Anthozoen, Bryozoen) die Fähigkeit herausgebildet, Ausläufer zu entwickeln, die ebenfalls zur Hervorbringung von Knospen befähigt sind und auf welche diese schliesslich beschränkt wird. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung unter Vermittlung von Stolonen ist bei den Tunicaten sehr verbreitet und findet sich auch bei den frei schwimmenden Formen (Salpen und in beschränkterem Umfang bei den Pyrosomen). Gewöhnlich entspricht das Auftreten der neuen Individuen am Stolo dem Bild der Knospung, wenn aber zunächst die am freien Ende des Stolo entstehende Knospe zur Sonderung gelangt und ihr in einer Reihe hinter einander liegend die anderen folgen (Pyrosoma, Salpa), so zeigt dieser Vorgang grosse Aehnlichkeit mit einer am Stock sich vollziehenden Quertheilung. In noch höherem Masse ist dies dann der Fall, wenn sich das Hinterende des Thieres zu einem langen, voluminösen Anhang (dem sog. Postabdomen) verlängert, welches durch Quertheilung in eine Anzahl hinter einander liegender Individuen zerfällt (Amaroecium). Von diesen ist das am weitesten nach hinten gelegene das älteste und entsprechend jüngere gehen ihm voran, so dass die Aufeinanderfolge eine ganz ähnliche ist, wie wir sie bei den Anneliden kennen lernten. Die Knospung geht dann also in einen der Theilung sehr ähnlichen Vorgang über, der aber entschieden als ein abgeleiteter anzusehen sein dürfte.

Wie die ungeschlechtliche Fortpflanzung der früher betrachteten Abtheilungen, besonders der Cölenteraten und Bryozoen, kann auch diejenige der Tunicaten zur Stockbildung und in Verbindung damit zum Polymorphismus und Generationswechsel führen (Synascidien, Pyrosoma, Doliolum, Salpa). Diese Erscheinungen sind gewiss erst später zur Ausbildung gelangt und sollen dementsprechend (der Hauptsache nach) an das Ende der hier zu gebenden Betrachtungen gestellt werden. Beginnen möchten wir diese mit derjenigen Art der Knospung, welche sich am Körper selbst vollzieht. Wenn es auch recht fraglich ist, ob gerade die betreffende oder eine ähnliche Form der Knospung den Ausgangspunct darstellt, so ist doch immerhin soviel anzunehmen, dass die Knospenbildung zuerst am Körper selbst stattfand und erst später, wahrscheinlich in Verbindung mit ihr, die Bildung von Stolonen erfolgte. Diese soll also hier an die Behandlung jener Entwicklungsvorgänge angeschlossen werden.

Dementsprechend werden wir mit der sog. pallealen Knospung der Ascidien beginnen, wie sie den Botrylliden zukommt und bei welcher die Knospen (unter Betheiligung des Haut- und Peribranchialepithels) an der Körperwand entstehen. Ihr lassen wir die pylorische Knospung der Didemniden und Diplosomiden folgen, die dadurch gekennzeichnet ist, dass die Knospen ausser vom Körperepithel und Mesoderm von Theilen des Darmtractus und Epicards geliefert werden. Als Uebergang zur Stolonenknospung erscheint die epicardiale Knospung der Distomiden, besonders aber die sog. postabdominale Theilung der Polycliniden, welche beiden Arten der Fortpflanzung man auch als pseudostoloniale Knospung bezeichnet hat. Ihr schliesst sich dann ungezwungen die echte stoloniale Knospung der Perophoriden und Clavelliniden an, bei denen die Stolonen eine bedeutende Länge erreichen können.

Die genannten Formen der Knospung beziehen sich nur auf die Ascidien, denn wie sich aus der nachfolgenden Darstellung ergeben wird, ist der Verlauf der Knospungsvorgänge bei den einzelnen Abtheilungen der Tunicaten ein so verschiedenartiger, dass sie nothwendiger Weise getrennt behandelt werden müssen, um ein wirkliches Verständniss davon zu gewinnen. Unter den Begriff der stolonialen Knospung fällt nun grösstentheils auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung der übrigen Tunicaten, denn einem Stolo prolifer begegnen wir sowohl bei den Pyrosomen, wie bei den Salpen und Dolioliden, wenn auch bei den letzteren ausserdem Knospungsvorgänge zu beobachten sind, die einer Theilung sehr nahe kommen.

1. Ascidien.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung pflegt bei den Ascidien wie bei den übrigen Tunicaten zur Stockbildung zu führen und man hat insofern die socialen und Synascidien von den Monascidien geschieden. Letzteren fehlt, wie den Appendicularien, die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Auf die verschiedenen Formen, unter denen sich die Knospung bei den socialen und zusammengesetzten Ascidien vollzieht, wurde vorher schon hingewiesen. Uebrigens kann eine Art von Stockbildung noch auf andere Art und Weise, nämlich durch nachträgliche Verschmelzung unabhängig von einander entstandener Individuen erfolgen. Auf diese Erscheinung wird weiter unten (p. 741) noch kurz zurückzukommen sein.

A. Palleale Knospung.

Botrylliden.

Wie die anderen Knospungsarten ist auch diese den Botrylliden eigenthümliche Form wiederholt studirt worden. Ohne auf die einzelnen Angaben genauer einzugehen, kann sie hier nur in den Hauptzügen geschildert werden, weshalb die Namen der betreffenden Autoren vorangestellt werden sollen. Nachdem sich H. Milne-Edwards, M. Sars, Kölliker, Krohn, Metschnikoff, Ganin, Giard, Jourdain, Herdman u. A. schon früher mit der Knospung der Botrylliden beschäftigt hatten, wurde sie dann der Gegenstand gelegentlicher oder

auch sehr eingehender Untersuchungen vor Allem durch PIZON, sodann durch OKA, HJORT, RITTER, GARSTANG, BANCROFT.

Knospenbildung.

Entsprechend der Bezeichnung „palleale“ (GIARD), „peribranchiale“ oder „atriale“ Knospung (GARSTANG) entstehen die Knospenanlagen als seitliche Ausstülpungen der Körperwand im Bereich des Kiemensacks. Bei dem aus dem Ei hervorgehenden Individuum (Oozoid), wie auch bei den auf dem Wege der Knospung entstandenen Individuen (Blastozoiden) pflegen sie zu zweien in symmetrischer Lage aufzutreten, doch brauchen sich nicht beide Knospenanlagen weiter zu entwickeln, vielmehr ist dies beim Oozoid nur mit einer von beiden der Fall, während die andere gewöhnlich zurückgebildet wird. Die Knospenanlage kommt dadurch zu Stande, dass die epitheliale Auskleidung des Peribranchialraums an der betreffenden Stelle eine Verdickung, sowie in Verbindung damit eine leichte Ausbuchtung erfährt (in der Fig. 510 *A*, *kn*, rechts und links, ferner da-

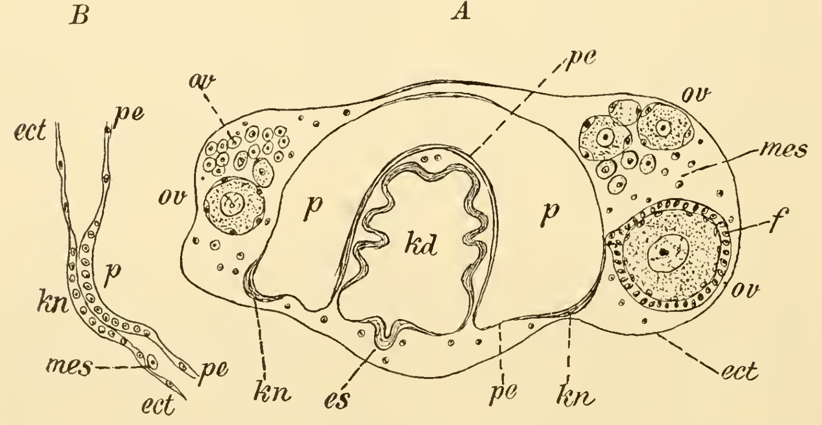


Fig. 510. *A* Querschnitt durch ein Blastozoid von Botryllus, *B* Knospenanlage. (Nach SEELIGER, 1905.)
ect Ectoderm (Körperepithel), *es* Endostyl, *f* Follikel, *kd* Kiemendarm, *kn* Knospenanlage, *mes* Mesenchym, *ov* Eizellen, *p* Peribranchialraum, *pe* dessen Epithel.

durch, dass sich der entsprechende Vorgang an dem darüber liegenden Hautepithel vollzieht (Fig. 510 *B*), wodurch dann eine buckelförmige Ausstülpung der Körperwand entsteht, die von einer Schicht des Cellulosemantels überzogen wird (Fig. 512). Zwischen die beiden Epithelblätter der Knospe wandern aus der Leibeshöhle des Mutterthiers Mesodermzellen, sowie weiterhin auch Geschlechtszellen ein, wozu die Möglichkeit ohne weiteres vorliegt (vgl. Fig. 510 *A* u. *B*, und Fig. 511). Die nunmehr dreischichtig gewordene Knospenanlage erhebt sich jetzt mehr und mehr, wobei sich ihr freies Ende verbreitert, während das fixirte Ende schmal bleibt, wodurch die Knospe eine birnförmige Gestalt erlangt (Fig. 511 und 512, OKA, PIZON, RITTER u. A.)

Bei der Entwicklung der dreischichtigen Knospenanlage zur Gestalt der Ascidie wird das äussere Blatt zum Körperepithel, übernimmt die Abscheidung des Cellulosemantels, sowie die Bildung der Ingestions- und

Egestionsöffnung durch Einstülpung; auch soll das Gehirnganglion durch eine von ihm ausgehende Zellverdickung gebildet werden (Oka, Pizon, Garstang), welche Angaben allerdings auf Widerspruch stossen (Seeliger), da sie zu der Entwicklung des Ganglions bei der Knospung anderer Ascidien im Gegensatz stehen (vgl. hierzu p. 720 u. 746 ff.). Aus dem

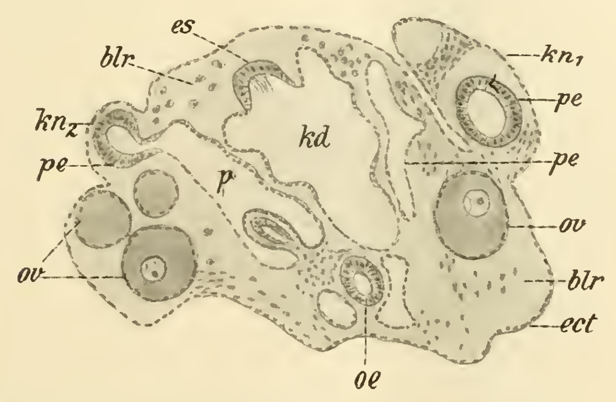


Fig. 511. Querschnitt durch eine Knospe von Botryllus mit zwei Tochterknospen. (Nach Oka, 1892.)

blr Blutraum, *ect* Ectoderm, *es* Endostyl, *kd* Kiemendarm, kn_1 u. kn_2 Knospenanlagen, *oe* Oesophagus, *ov* Eier, *p* Peribranchialraum, *pe* dessen Epithel.

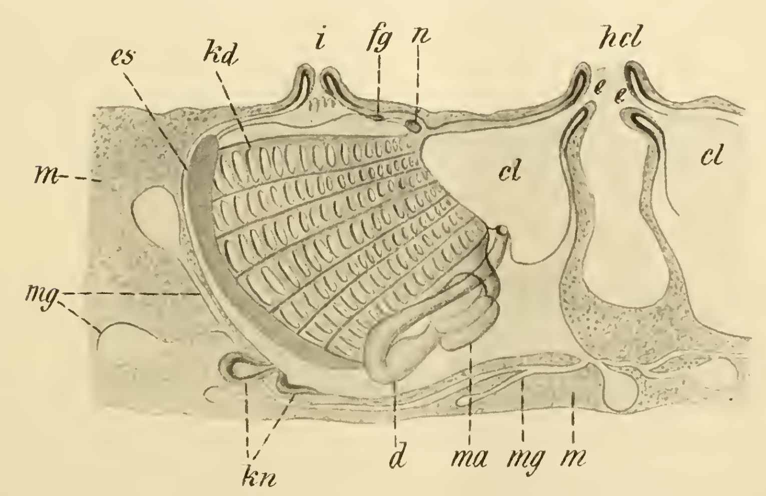


Fig. 512. Etwas schematisirter Schnitt durch ein Zoid des Systems von Botryllus. (Combinirt nach Oka, 1892, und Seeliger, 1905.)

cl Cloake, *d* Darm, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *hcl* Hauptcloake, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *kn* Knospen, *m* Mantel, *ma* Magen, *mg* Mantelgefässe, *n* Nervensystem (Ganglion).

inneren Blatt, welches zur weiteren Entwicklung der Knospe sehr wesentlich beiträgt, entsteht zunächst der Peribranchialraum, und zwar dadurch, dass noch vor der Ablösung von der mütterlichen Peribranchialwand ein rechtes und ein linkes Divertikel auftritt. Indem die Abschnürung dieser Ausbuchtungen von vorn nach hinten fortschreitet, bleibt hier ihre Ver-

bindung dauernd gewahrt, so dass trotz der Zweitheiligkeit ein einheitlicher Peribranchialraum vorhanden ist. Auf die weitere Differenzirung, welche die Anlage des Peribranchialraums erfährt, die Sonderung der Cloake, sowie auf die von dem Innenblatt ausgehende Bildung des Dorsalrohrs, dessen Entwicklung zu Flimmergrube und Ganglion, ferner auf die ebenfalls divertikelartig am Grunde der Innenblase entstehende Anlage des Darmkanals, und endlich auf die desgleichen von ihr in Form einer kleinen Ausstülpung herrührende Herzanlage soll hier nicht eingegangen werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf Späteres verwiesen (p. 719 u. 743 ff.). Dagegen ist die auffallende und von den Autoren entsprechend gewürdigte Thatsache besonders hervorzuheben, dass die Innenblase (die innere Epithelschicht) der Knospe, woraus sich die genannten wichtigen Organe ungefähr so wie sonst bei der Knospung der Ascidien entwickeln, dem Epithel des Peribranchialraums entstammt (Fig. 510 *A*, *B*, 511 u. 512) und somit nach den aus der Ascidienentwicklung bekannten Thatsachen ectodermalen Ursprungs ist. Bei der Knospenbildung anderer Ascidien rührt die Innenschicht der Knospe hingegen von dem entodermalen Kiemendarm her, so dass die Grundlage für die Organentwicklung in beiden Fällen eine sehr verschiedene wäre und der Lehre von der Homologie der Keimblätter durchaus widerspräche. Zwar hat man sich damit zu helfen gesucht, dass bei den Embryonen der Botrylliden das Peribranchialepithel nicht vom Ectoderm, sondern vom Entoderm geliefert würde (Pizon), aber es wurde schon von Seeliger (1905) hervorgehoben, wie damit insofern wenig gewonnen sei, als dann die Entwicklung dieses Organs bei den Botrylliden im Gegensatz zu allen anderen Ascidien stände. Es ist aber recht wenig wahrscheinlich und würde ebenso gegen die Keimblätterlehre verstossen, wenn ein und dasselbe Organ bei der einen Ascidie entodermaler, bei einer anderen Art jedoch ectodermaler Herkunft wäre. Auf die hier bestehenden Schwierigkeiten und auf die in der Embryonalentwicklung und Knospung vorhandenen Unterschiede der Organbildung wird später noch einzugehen sein (vgl. p. 742 ff.).

Stockbildung.

Die im Vorstehenden geschilderte Knospenbildung nimmt bei manchen Botrylliden bereits während der Embryonalentwicklung ihren Anfang, um an der freischwimmenden Larve und nach deren Festsetzung weiter fortzuschreiten. Es sei gleich hier erwähnt, dass sich die Knospungsvorgänge auch weiterhin an den auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten Individuen (Blastozoiden) auf dieselbe Weise wie an dem aus dem Ei hervorgegangenen Individuum (Oozoid) vollziehen. In morphologischer Hinsicht dagegen bestehen gewisse Unterschiede zwischen dem Oozoid und den Blastozoiden, indem nur die letzteren die volle Ausgestaltung zur Botryllidenform erfahren, während ersteres auf einem früheren Entwicklungszustand zurückbleibt, wie sich besonders in der Ausbildung des Kiemenkorbs zu erkennen gibt. Auch erlangt es nie die Geschlechtsreife, sondern überlässt dies den Blastozoiden, die sich sowohl auf geschlechtlichem wie ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen (Krohn, Della Valle, Pizon, Garstang u. A.).

Das den Botryllidenstock begründende Oozoid scheint im Allgemeinen nur eine kurze Lebensdauer zu besitzen. Nach einigen Tagen freien Larvenlebens und nach dem Festsetzen entwickelt es sich in verhältnissmässig kurzer Zeit weiter zur Ascidienform (bei Botryllus

Schlosseri in etwa 4 Tagen), um dann einer Rückbildung zu verfallen, die sich durch Degeneration des Kiemenkorbs, Darmkanals und anderer Organe zu erkennen giebt und (bei der genannten Botryllide nach weiteren 3 Tagen) beim Versagen des Herzschlags anlangt, der also erst verhältnissmässig spät aufhört. Die zerfallenden Organe bilden dann eine rundliche Masse in der entstehenden jungen Colonie, insoweit die Reste nicht schon wieder aufgebraucht und bei deren weiteren Ausbau als Material verwendet werden. Uebrigens macht das erste Blastozoid (Fig. 514 u. 515 B_1) einen ganz entsprechenden Degenerationsprocess durch und dieser wiederholt sich auch später in regelmässigem Wechsel mit der Neubildung weiterer Generationen von Blastozoiden.

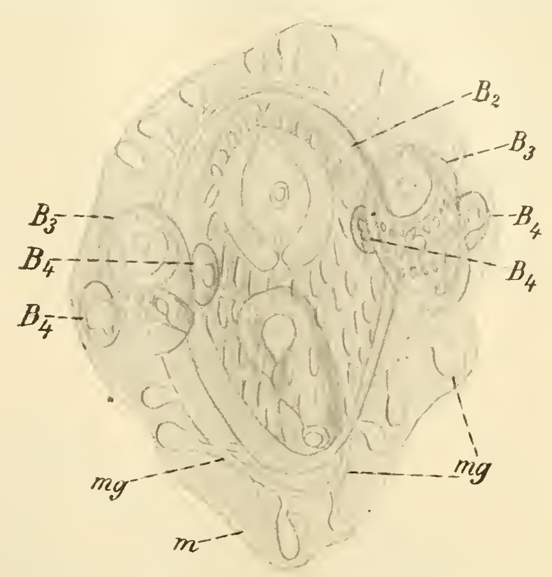


Fig. 513. Junge Colonie von Botryllus Schlosseri, das Blastozoid (B_2) mit Knospen (B_3) und an diesen wieder Knospen (B_4). (Nach Pizon, 1893.)
m Mantel, *mg* Mantelgefässe mit Ampullen.

Obwohl die durch Knospung entstandenen Individuen sich von einander absetzen und ziemliche Selbstständigkeit erlangen, zeigen sich

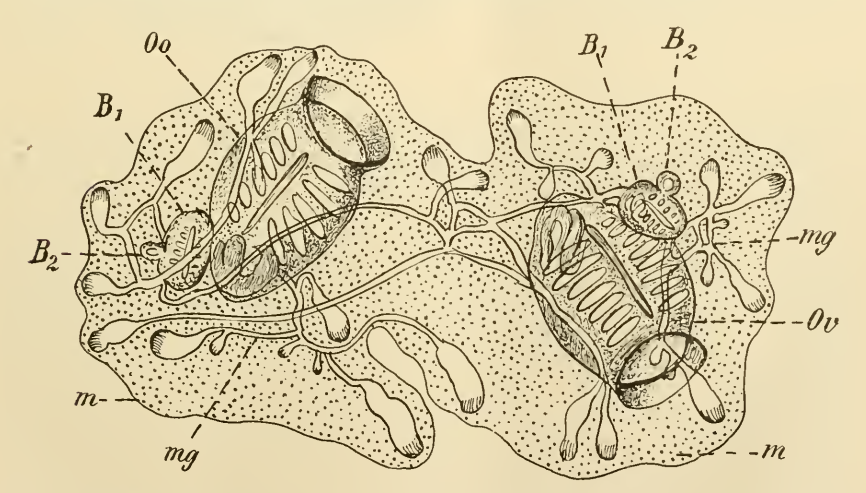


Fig. 514. Concrescenz zweier mit Knospen versehener Oozoide, von der Ventralseite. (Nach Pizon, 1900.)
An den Oozoiden (*Oo*) die Blastozoide B_1 u. B_2 und von ihnen ausgehend die Mantelgefässe (*mg*) mit ihren ampullenartigen Erweiterungen, *m* Cellulosemantel.

doch andererseits, abgesehen von dem sie umgebenden gemeinsamen Cellulosemantel, einen bleibenden Zusammenhang. Die junge birnförmige Knospenanlage hing zunächst noch durch einen Stiel mit dem Mutterthier zusammen, wie vorher gezeigt wurde (Fig. 513—515); diese Verbindung kann auch dann noch erhalten bleiben, wenn die Ausbildung zur Ascidienform schon weit fortgeschritten ist. Aber selbst wenn sie sich löst, besteht eine Communication zwischen den einzelnen Zoiden insofern weiter, als unterdessen Mantelgefässe zur Ausbildung gelangten, die unter einander verschmelzen und dadurch eine Art coloniales Gefässsystem schaffen, welches für die Ernährung der Einzelthiere, sowie auch für die weitere Verwendung des durch den Zerfall der Blastozoide frei werdenden Nährmaterials von Bedeutung ist (Fig. 514 u. 515).

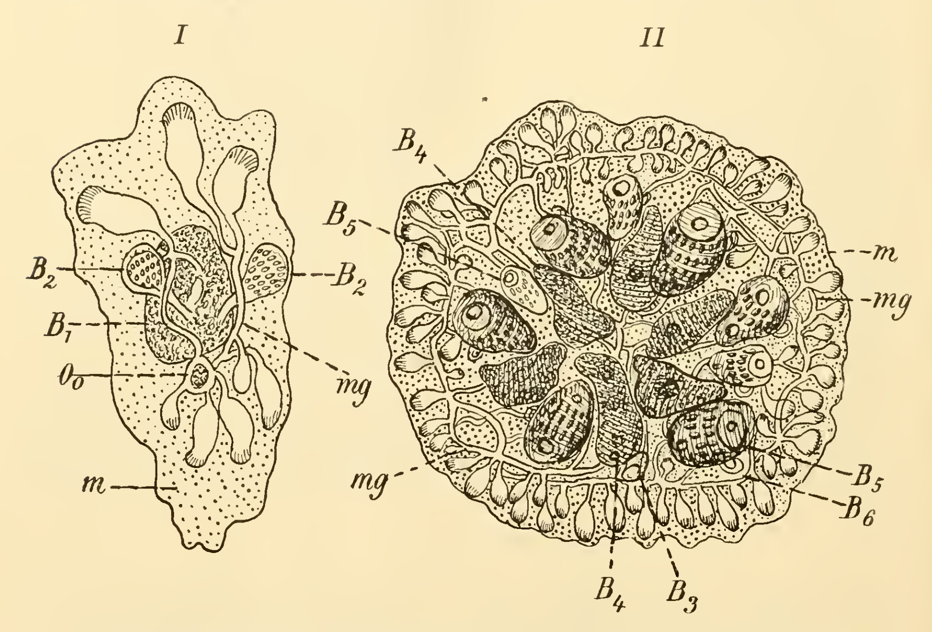


Fig. 515 *I—II.* Junge Colonien von Botryllus Schlosseri. (Nach PIZON, 1899.) B_1—B_6 die Blastozoide der entsprechenden Generationen in mehr oder weniger fortgeschrittener Ausbildung und Rückbildung, *m* Mantel, *mg* Mantelgefässe mit Ampullen.

Am ersten Blastozoid (B_1) zeigen die beiden schon sehr früh sichtbar gewordenen Knospen zu der Zeit, wenn seine Rückbildung erfolgt ist, bereits die Gestalt und Ausbildung der Ascidie (Fig. 515 *I*, B_2). Diese beiden Individuen stellen die 3. Generation und die 2. Generation von Blastozoiden dar. Mit ihrem fortschreitenden Wachsthum geht das erste Blastozoid immer mehr zurück, und derselbe Vorgang wiederholt sich an den Blastozoiden der 2. Generation (B_2), wenn diese vier weitere Knospen bezw. Individuen (B_3) hervorgebracht haben (Fig. 515 *II*). Diese letzteren erzeugen 8 Individuen (B_4) der 4. bezw. 5. Generation, von denen 16 der 5. bezw. 6. Generation (B_5) hervorgebracht werden; dabei ist im regelmässigen Wechsel das Heranwachsen der neuen mit einer Rückbildung der alten Generation verbunden; trotzdem erfährt die Zahl der Individuen

eine entsprechende Vergrösserung, doch geschieht Letzteres nicht in so regelmässiger Weise, indem zuweilen nur eine der beiden Knospen zur Ausbildung gelangt, wie schon früher bemerkt wurde. Dadurch kommt eine ziemliche Unregelmässigkeit in der Individuenzahl der einzelnen Generation zu Stande, wie es z. B. auch in der Fig. 515 *II* abgebildeten Colonie der Fall ist. Dies erfolgt aber unter Umständen auch noch in anderer Weise, nämlich nicht durch Zurückbleiben, sondern im Gegenteil durch eine stärkere Erhöhung der Individuenzahl, indem die einzelnen Blastozoide, zumal späterer Generationen, in älteren Stöcken mehr als zwei und bis zu sechs gewöhnlich symmetrisch vertheilte Knospen hervorbringen können.

Recht eigenthümlich liegen die Verhältnisse der geschlechtlichen Fortpflanzung in den Colonien der Botrylliden. Es wurde bereits vorher erwähnt, dass das Oozoid niemals geschlechtsreif wird, jedoch enthält es bereits Geschlechtszellen in verschiedenen Ausbildungsstadien, die aber nicht hier, sondern erst in den Individuen folgender Generationen, in welche sie verlagert werden, ihren Reifezustand erlangen. Dies braucht übrigens nicht in der nächsten Generation zu geschehen, sondern kann erst später, z. B. in der 5.—6. bezw. 6.—7. Generation, erfolgen, so dass die vorhergehenden Blastozoide zwar Geschlechtszellen enthalten, aber, wie das Oozoid, nicht geschlechtsreif werden (Pizon). Es folgen also ungeschlechtlich erzeugte Generationen, welche Geschlechtsproducte zur Reife bringen auf solche, bei denen dies nicht der Fall ist. Von einem Generationswechsel zu sprechen, hat man insofern Bedenken gehabt, als in den Individuen der vorhergehenden Generationen ebenfalls Geschlechtszellen erzeugt werden und diese somit nicht als rein ungeschlechtlich erscheinen. Ähnliches gilt übrigens auch für andere Tunicaten, z. B. für die Salpen, bei denen man nichtsdestoweniger einen Generationswechsel annimmt. Eine Abgabe der Keimzellen von Seiten derjenigen Individuen, welche sie hervorbrachten an andere Individuen, in denen sie zur Reife und Entwicklung gelangen, ist auch von Coelenteraten und Bryozoen bekannt und wurde bereits früher erwähnt (vgl. p. 549 u. 663 ff).

Die durch Knospung auseinander hervorgegangenen Individuen der Colonie vereinigen sich zu Systemen mehr oder weniger regelmässig angeordneter Zoide. Schon die vier Blastozoide der 3. bezw. 4. Generation können sich derartig lagern, dass sie ihre Cloakenöffnungen gegen einander richten, wodurch der Anfang zur Bildung einer gemeinsamen Cloake gemacht ist, die dann durch eine Einsenkung von der Oberfläche des gemeinsamen Mantels zu Stande kommt. Uebrigens braucht die Vereinigung zur Hauptkloakenbildung erst in der folgenden (4. bezw. 5.) Generation zu erfolgen. Die seitlich an den Blastozoiden der vorhergehenden Generation erzeugten Individuen schieben sich zwischen diese ein und rücken allmählich an die Hauptcloake heran, um ebenfalls mit ihr in Verbindung zu treten. Allmählich nehmen sie die Stelle der zur Rückbildung gelangten älteren Individuen ein. Indem diese mehr gegen die Mitte hin, die jüngeren aber noch zurück liegen, kommen Systeme mit zwei concentrischen Ringen zu Stande, welcher Vorgang sich auch nach Rückbildung der älteren Zooide wiederholen kann (Krohn, Jourdain, Oka, Pizon u. A.).

Wird die Zahl der Individuen eines Systems mit der fortschreitenden Vermehrung zu gross, so dass sie an der gemeinsamen Cloake nicht mehr Platz finden, dann können einzelne Individuen dieses Systems aus dessen Zusammenhang wegrücken. Ein solches Individuum wird dann zum Ausgangspunkt eines zweiten Systems und weitere Systeme folgen, indem die Vermehrungsweise dieselbe bleibt. Die Zahl der Systeme kann durch nachträgliche Verschmelzung einiger von ihnen eine Veränderung erfahren, wie sich auch später eine gewisse Regellosigkeit in der Anordnung der Zoide einstellen kann. Auf das Weitere soll hier nicht eingegangen werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf die genannten Autoren und besonders auf die eingehenden Untersuchungen von Pizon verwiesen.

B. Pylorische Knospung.

Didemniden und Diplosomiden.

Die pylorische Knospung von Giard ist aus den ihrem Zustandekommen entsprechenden Gründen auch als „ösophageale“, sowie als „epicardo-ösophageale“ und „epicardo-rectale Knospung“ bezeichnet worden (Pizon, 1905). Wie schon aus diesen letzteren Benennungen zu entnehmen ist, haben die Knospen eine verschiedene Ursprungsstelle, und es ist für diese Art der Knospung ungemein charakteristisch, dass ein auf ungeschlechtlichem Wege entstehendes Individuum aus zwei Anlagen hervorgeht, die räumlich ziemlich getrennt sind und sich später vereinigen. Obwohl dieser Vorgang recht eigenartiger Natur ist, konnte seine Geltung durch eine Reihe älterer und neuerer Untersuchungen als sicher erwiesen werden (Mac Donald, Gegenbaur, Ganin, Giard, Della Valle, Jourdain, Lahille, Salensky, Caullery, Pizon).

Aehnlich wie bei der pallealen Knospung der Botrylliden oder noch früher beginnt die ungeschlechtliche Fortpflanzung an der geschwänzten Larve oder am Embryo der Diplosomiden, doch ist für das Verständniss dieses verwickelten und recht verschiedenartig gedeuteten Vorganges die Kenntniss der späteren, an den Blastozoiden sich abspielenden Knospungsvorgänge nothwendig, so dass diese zuerst behandelt werden müssen.

Knospung am Blastozoid.

Wie erwähnt, setzt sich die Knospe aus zwei getrennt entstehenden Anlagen zusammen, die man als Abdominal- und Thoracalknospe bezeichnet. Die Bildung der Abdominalknospe wird durch eine Ausstülpung des Oesophagus eingeleitet (Fig. 516 *A*), welche eine knospenförmige Erhebung des Hautepithels veranlasst, doch besteht die Knospe nicht nur aus diesen beiden Blättern, sondern zwischen ihnen liegen Mesenchymzellen der Leibeshöhle, so dass man eine dreiblättrige Knospenanlage vor sich hat, wie sie vorher von den Botrylliden geschildert wurde. Zum Unterschiede von diesen setzt sie sich aber hier aus Bestandtheilen des äusseren, inneren und mittleren Blattes zusammen. Wie bei den Botrylliden, hat man es hier mit einer direct am Körper sich vollziehenden Knospung zu thun, und dasselbe gilt auch von der Bildung der Thoracalknospe.

Wie das Divertikel des Oesophagus bei der Anlage der Abdominalknospe eine Rolle spielt, so ist dies auch bei ihrer weiteren Ausbildung der Fall, indem es sich vom Darmkanal des Mutterthieres mehr abhebt und zu einem U-förmig gekrümmten Schlauch wird (Fig. 516 *A*—*C*), dessen eines frei gewordene Ende sich an den Enddarm des Mutterthieres anlegt und mit ihm verwächst (Fig. 516 *B*).

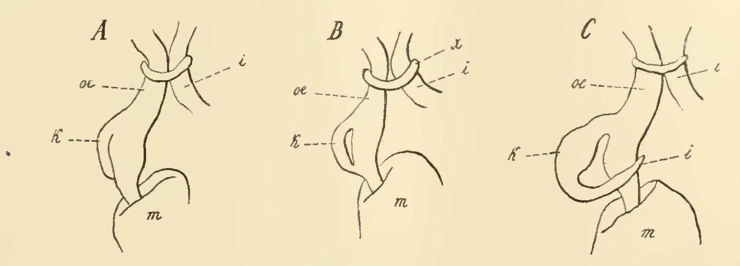


Fig. 516. Entwicklung der Oesophagus-Ausstülpung bei der Knospung von Trididemnum in drei Stadien. (Nach Della Valle, 1882.)
i Intestinum, *k* Oesophagusknospe, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* dessen einschnürender Ectodermring.

Also ist jetzt eine zweifache Darmschlinge vorhanden, deren kleinere die wesentlichen Theile des Knospendarms zu liefern hat. In der Abdominalknospe liegen ferner röhrenförmige Fortsätze des Epicards welche für die Bildung des Herzens von Bedeutung sind, während ihr Mesoderm zur Entwicklung von Bindegewebe, Musculatur und Geschlechtsorganen beiträgt (Della Valle, Caullery).

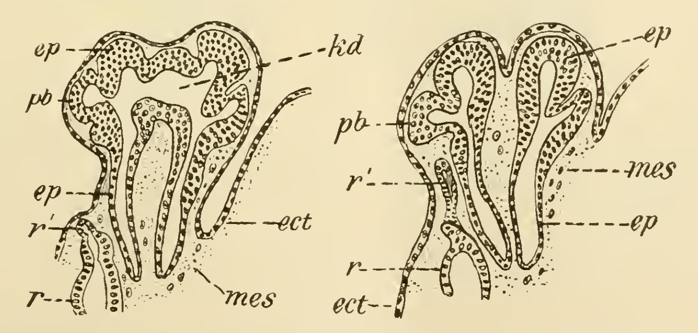


Fig. 517. Schnitte durch die in Bildung begriffene Thoracalknospe von Diplosoma gelatinosum, um die von den Epicardialröhren ausgehenden Bildungen zu zeigen. (Nach Caullery, 1895.)
ect Ectoderm, *ep* Epicardialröhren, *kd* Kiemendarm, *mes* Mesoderm, *pb* Anlagen der Peribranchialräume, *r* Rectum, *r'* Rectalknospe.

Auch bei der Bildung der Thoracalknospe ist das Hautepithel, das Mesoderm und der Darmkanal, letzterer aber in weniger hervortretender Weise, betheiligt, während das Epicard hier eine besonders wichtige Rolle spielt. Das Ectoderm läßt nur das äussere Blatt der Körperwand entstehen, vom Mesoderm kommen Bindegewebe und Musculatur her, das Epicardium aber, dessen Bedeutung für die Knospenentwicklung der Ascidien überhaupt eine sehr grosse ist, hat den bei Weitem grösseren Theil der Organe zu liefern. Bezüglich

seiner eigenen Herkunft, die in Form zweier schlauchförmigen Ausstülpungen (Epicardialröhren) vom Kiemendarm erfolgt, also entodermaler Natur ist, muss auf die Embryonalentwicklung verwiesen werden (vgl. auch den Spec. Theil dieses Lehrbuchs, p. 1294—1296).

Jede der beiden Epicardialröhren schickt eine birnförmige, langgestielte Ausstülpung ab. Diese beiden vereinigen sich zu einem unpaaren, blasenförmigen Theil, dem späteren Kiemendarm der Knospe (Fig. 517 *A*), von der wieder zwei hohle Fortsätze, die neuen Epicardialröhren, ausgehen, welche sich später von ihm abtrennen. Als zwei gesonderte Ausstülpungen der Kiemendarmblase entstehen die Anlagen der beiden Peribranchialsäcke (Fig. 517 *A* u. *B*), die um den Kiemendarm herum wachsen und sich auf der Dorsalseite zur Bildung der Cloake vereinigen.

Wie die Peribranchialsäcke durch ihre Entwicklung vom Entoderm zu der ectodermalen Entstehung bei der Embryonalentwicklung im Gegensatz stehen, so gilt das Gleiche für das Nervensystem, denn auch das Nervenrohr mit der Flimmergrube soll als Divertikel des

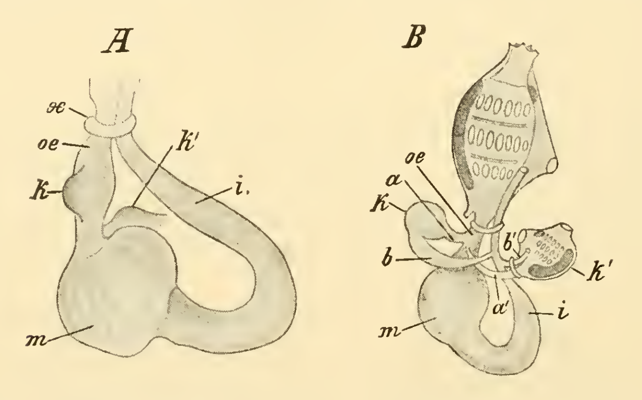


Fig. 518. Knospung bei Trididemnum. (Nach DELLA VALLE, 1882.)
A Darmschlinge des Mutterthiers, die abdominale (*k*) und thoracale Knospe (*k'*) zeigend; *B* späteres Stadium, hauptsächlich den Kiemendarm und Darmkanal von Mutter und Knospe zeigend.
a Oesophagusanlage der Abdomialknospe (*k*), *a'* diejenige der Thoracalknospe (*k'*), *b* Darmkanal der ersteren (*k*), *b'* derjenige der letzteren (*k'*), *i* Darmkanal der Mutter, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* dessen ectodermaler Einschnürring.

(linken) Epicardialrohrs gebildet werden. Vom rechten Epicardialrohr hingegen, wo es in den Kiemendarm übergeht, entwickelt sich als ein Divertikel, das lang schlauchförmig auswächst, der Vorderabschnitt des Knospenösophagus (Fig. 518 *B a'*). Zur Thoracalknospe gehört ferner eine ebenfalls schlauchförmige Ausstülpung am Rectum des Mutterthieres (Fig. 518 *B b'*).

Auch nach diesen ziemlich weit gehenden Entwicklungsvorgängen sind die beiden Knospenanlagen noch getrennt, was sich besonders am Verhalten der einzelnen Darmabschnitte zu erkennen giebt. Mit dem Fortschreiten der Wachsthumsprocesse tritt dann allmählich ein Zusammenrücken und Verwachsen der einzelnen Theile beider Anlagen sowie dieser selbst ein. So verwächst das freie Ende der Oesophagus-Ausstülpung der Thoracalknospe an der Stelle, wo sich die Knospendarmanlage vom mütterlichen Oesophagus abzweigt, mit

diesem (Fig. 518 *B*, *a'*), worauf die Vereinigung mit ersterem und die Loslösung vom Oesophagus der Mutter erfolgt. Ebenso tritt eine Abschnürung des Rectaldivertikels an der Basis und seine Verschmelzung mit dem Hinterende des Knospendarmes ein, womit dieses auf so complicirte Weise zu Stande gekommene Organ dann vollständig ist. Damit soll nicht gesagt sein, dass die betreffenden Abschnitte der Vorder- und Enddärme nicht noch länger in Verbindung stehen können (Fig. 519). Die Organe finden sich so zu einer gemeinsamen Anlage zusammen, die schliesslich auch äusserlich ein Ganzes darstellt (Della Valle, Caullery).

Mit der geschilderten Art der Knospung hängt es zusammen, dass nach erfolgter Ausbildung der Knospe zwei ungefähr gleich grosse, mit einander verbundene Individuen vorhanden sind, die wie ein Doppelthier erscheinen (Fig. 519 u. 520 *A*). Auch wenn dann das Tochterthier sich ebenfalls durch Knospung vermehrt, kann die paarweise Anordnung der Individuen noch erhalten bleiben. Häufig verfällt das Mutterthier einer Rückbildung, so dass in dieser Beziehung einigermassen ähnliche Verhältnisse wie bei den Botrylliden vorliegen.

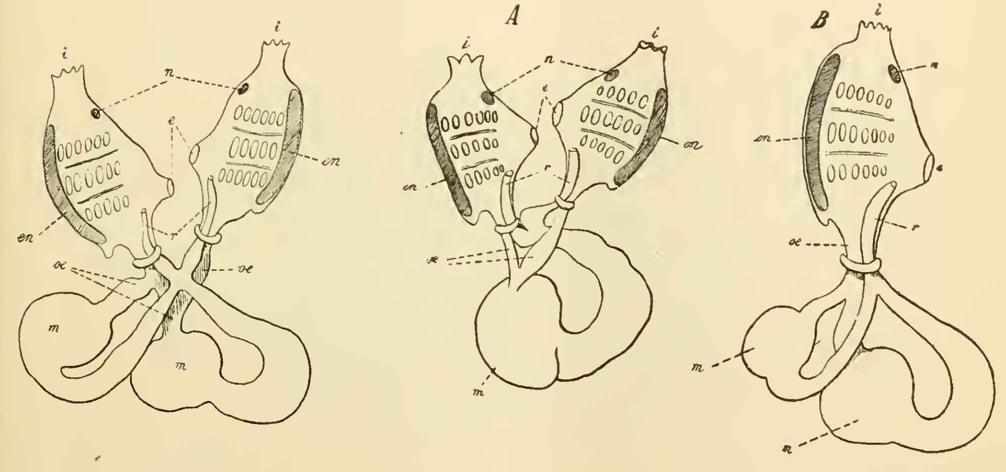


Fig. 519. Fig. 520.

Fig. 519. Knospung von Trididemnum im Ausbildungsstadium, in welchem die herangewachsene Knospe mit der Mutter noch in Verbindung steht. (Nach Della Valle, 1882.)

e Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *r* Rectum.

Fig. 520. Unvollständige Doppelthiere von Trididemnum. (Nach Della Valle, 1882.)

A Zwei Kiemenkörbe mit einer Darmschlinge, *B* zwei Darmschlingen an einem Kiemenkorb.

Bezeichnungen wie in Fig. 519.

Theilweise unvollständige Paarlinge kommen dadurch zu Stande, dass die beiden Knospen eine ungleichartige Ausbildung erfahren oder nur eine von beiden zur Entwicklung gelangt. Wenn sich nur die Thoraxknospe entwickelt, kann ein Thier mit zwei Kiemenkörben und einem gemeinsamen Darmkanal entstehen (Fig. 520 *A*), während die

alleinige Entwicklung der Abdominalknospe zur Bildung eines Kiemenkorbes mit zweifachem Darmkanal führt (Fig. 520 *B*). In Folge der später eintretenden Rückbildung des mütterlichen Darmkanals besteht das betreffende Individuum schliesslich aus der vorderen mütterlichen und einer neugebildeten hinteren Hälfte. Andererseits kann auch der hintere Körpertheil erhalten bleiben und es kann eine Neubildung des Kiemendarmes mit den zugehörigen Organen erfolgen (Giard, Della Valle, Oka, Caullery, Pizon).

Indem zu den Rückbildungen einzelner Partien der beiden Individuen neue Knospungserscheinungen hinzutreten und neben bleibenden und zurückgehenden Körpertheilen neue zur Ausbildung gelangen, compliciren sich diese Vorgänge immer mehr. Uebrigens greifen hier Knospungs- und Regenerationsvorgänge in einander, denn die Ascidien sind bekanntlich in weitgehendem Masse befähigt, verloren gegangene Körpertheile wieder herzustellen. Davon wird im Capitel über Regeneration noch ausführlicher zu sprechen sein.

Knospung am Oozoid.

Bei Didemniden und Diplosomiden beginnt die Knospung, wie schon oben erwähnt wurde, sehr früh an frei schwimmenden Larven und Embryonen. Das ist gewiss ein abgeleitetes Verhalten, denn der ursprüngliche Zustand wird der gewesen sein, dass die ausgebildeten Thiere in die ungeschlechtliche Fortpflanzung eintraten. Wenn sich die Knospungsvorgänge in diesen Jugendstadien anders als an den Blastozoiden abspielen, so ist dies jedenfalls aus dieser Rückverlegung zu erklären. Mit den Knospungsprocessen der Blastozoide sind sie nicht ganz leicht in Uebereinstimmung zu bringen, was zu recht verschiedenartigen Auffassungen dieser Entwicklungsvorgänge von Seiten der einzelnen Autoren geführt hat. Von ihnen sind besonders Gegenbaur, Ganin, Lahille, Salensky, Caullery, Pizon und Perrier zu nennen. Auf die zwischen ihnen bestehenden, oft recht weit gehenden Differenzen kann jedoch an dieser Stelle ebenso wenig wie auf eine genaue Schilderung der zur Ausbildung des ersten Blastozoids führenden Entwicklungsvorgänge eingegangen werden.

Vor Allem würde es sich darum handeln, die getrennten Knospenanlagen, wie an den Blastozoiden, so auch am Oozoid nachzuweisen, weil damit die Uebereinstimmung beider Processe ohne Weiteres gegeben wäre, jedoch besteht hierin gerade die Schwierigkeit. Wie gesagt, ist sie in der Zurückschiebung der betreffenden Entwicklungsvorgänge begründet, die bei Didemnum anscheinend in späteren, bei Diplosoma aber bereits in recht frühen Embryonalstadien erfolgen (Fig. 521 *A* u. *B*), so dass beim Ausschlüpfen die Tochter schon ziemlich die Grösse des Mutterthieres erreicht hat, wie auch die erstere noch im Larvenstadium zur Erzeugung eines zweiten Blastozoids schreiten kann. Wenn die Entwicklung der beiden Individuen (wenigstens bis zu einem gewissen Grade) neben einander hergeht, wie es zumal im letzteren Falle geschehen muss, dann ist es begreiflich, dass sich die Auffassung von einer ungefähr gleichzeitigen Entwicklung beider Individuen aus dem Ei geltend machte. Diese wurden in Folge dessen nicht als zwei auf einander folgenden Generationen angehörig, sondern als Zwillingsbildung betrachtet (Gegenbaur, Ganin, Salensky). Man dachte dabei an eine Art Theilung

des embryonalen Materials, die nach SALENSKY's eingehendem Studium der Embryonalentwicklung von Diplosoma zur Ausbildung eines dorsalen und ventralen Individuums führt. Bezüglich des Näheren muss auf SALENSKY's Untersuchungen. sowie auf diejenigen von CAULLERY und PIZON verwiesen werden.

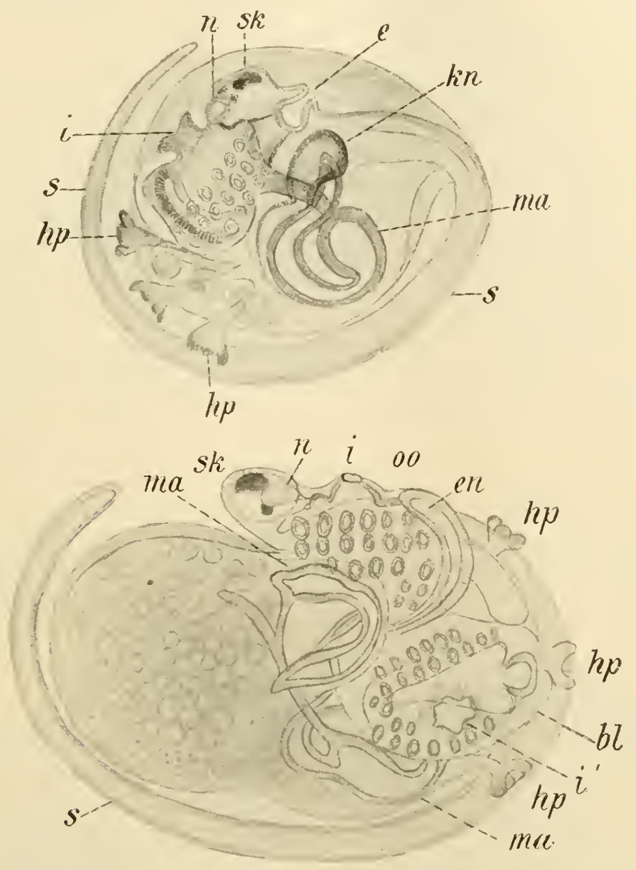


Fig. 521. Embryonen von Didemnum niveum (*A*) und Diplosoma Listeri (*B*). (Nach SALENSKY, 1895.)

A mit Knospenanlage (*kn*), *B* mit dem schon weit ausgebildeten ersten Blastozoid (Ventralthier) kurz vor dem Ausschlüpfen.

bl Blastozoid, *en* Endostyl, *e* Egestions-, *i* Ingestionsöffnung des Oozoids, *i'* Ingestionsöffnung des Blastozoids, *hp* Haftpapillen, *kn* Knospenanlage, *ma* Magen, *n* Ganglion, *oo* Oozoid, *s* Schwanz, *sk* Sinneskörper (Statocyste und Augenblase).

Das „Doppelthier“ besitzt übrigens nur einen Schwanzanhang, der von dem dorsalen Individuum ausgeht, wie dieses auch mit den für die geschwänzten Ascidienlarven characteristischen Sinnesorganen (Augenblase und Statocyste) ausgerüstet ist (Fig. 521 *B*). Dieses Individuum erscheint somit als das ursprüngliche, das sich wie bei anderen Ascidien zur Larve ausbildet, und von dem die Bildung des zweiten Individuums ausgeht. Dafür spricht übrigens auch die Entwicklung einzelner Organsysteme, wie des Darmkanals und Nervensystems, indem sie an dem noch einheitlichen Embryo angelegt

werden, während diejenigen des zweiten Individuums sich erst von ihnen ableiten. Dies stimmt auch mit den Ergebnissen der Untersuchungen von CAULLERY und PIZON überein, wonach sich die Bildung des zweiten Individuums mit denjenigen Vorgängen in Einklang bringen lässt, wie sie sich bei der pylorischen Knospung der Blastozoide abspielen, so dass dieses Individuum also wirklich als erstes am Oozoid gebildetes Blastozoid anzusehen ist.

Das frühe Auftreten der ersten Knospe erinnert an die ähnliche Erscheinung bei manchen Bryozoen, bei denen ebenfalls im Embryonal- oder Larvenstadium zwei Individuen vorhanden sein können (Fig. 463 u. 465, p. 650 u. 653). Abgesehen von der ganz verschiedenen Organisation, sind dort die betreffenden Entwicklungsvorgänge in ihrer Beziehung zum Larvenkörper und ihrer Aufeinanderfolge anderer Art und führten zu der Vermuthung, dass nicht nur das zweite, sondern sogar das Primärindividuum durch Knospung entstanden und also gegenüber der Larve eine zweite Generation darstellen könne. Da letzteres jedoch nicht wahrscheinlich ist, so handelt es sich dort wie bei den Ascidien um ein mit einander vereinigtes Mutter- und Tochterindividuum, welches letztere sehr früh zur Ausbildung gelangt ist und diese Tendenz durch Entwicklung der Knospe einer 3. Generation noch weiter verstärken kann.

Stockbildung.

Das freie Leben der Larven dauert nicht lange, und zumal, wenn sie, wie bei Diplosoma, mit einer zweiten Generation beschwert sind, setzen sie sich schon sehr bald nach dem Ausschlüpfen fest. Die

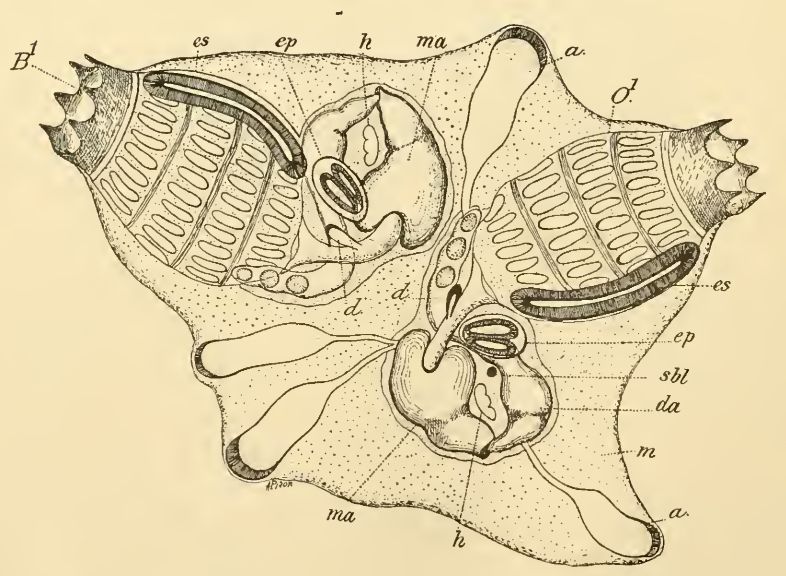


Fig. 522. Jüngstes Stöckchen von Diplosoma gelatinosum (D. Listeri), 3 Tage nach Festsetzung der Larve, aus dem Oozoid (O^1) und dem 1. Blastozoid (B^1) bestehend. (Nach PIZON, 1905.)

a Ampullenartige Erweiterungen der Mantelgefässe, *d* Divertikel des Oesophagus, *da* Magen- und Darmkanal, *ep* Epicard, *es* Endostyl, *h* Herz, *m* Mantel, *ma* Magen, *sbl* Sinnesblase.

junge Colonie besteht aus dem Oozoid und 1. Blastozoid (Fig. 522, O^1 u. B^1), die sich alsbald beide durch Knospenbildung weiter vermehren. Diese vollzieht sich durchaus nach dem Typus der vorher

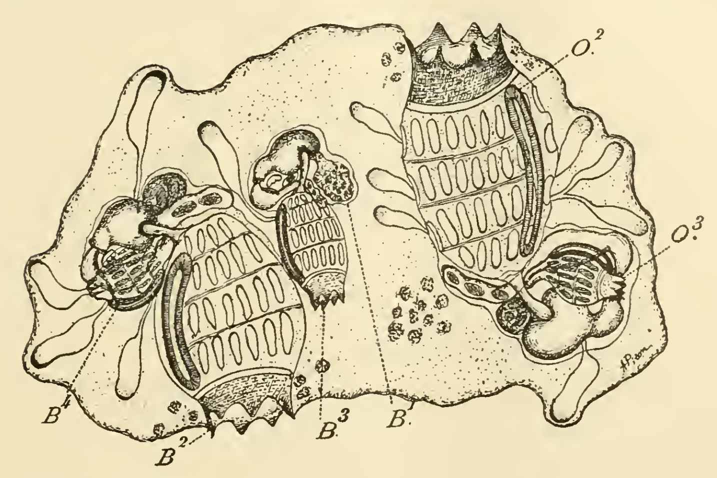


Fig. 523. Diplosoma gelatinosum, junge Colonie, 14 Tage nach der Festsetzung. (Nach Pizon, 1905.)
Bezeichnungen wie in Fig. 522 u. 524.

geschilderten pylorischen Knospung. Da sie mit den ebenfalls schon angegebenen Unregelmässigkeiten, d. h. der ganzen oder theilweisen Rückbildung von Individuen bei Ersatz der verlorenen Partien durch neu auftretende Thoracal- oder Abdominalknospen verbunden ist,



Fig. 524. Diplosoma gelatinosum, Colonie im Alter von 18 Tagen. (Nach Pizon, 1905.)
O^2—O^5 die vom Oozoid, B^2—B^8 die vom 1. Blastozoid herstammenden, auf einander folgenden Thoracalknospen bezw. Individuen.

so zeigen die Stöcke hinsichtlich des Zustandekommens ihrer selbst wie der einzelnen Individuen ungemein complicirte Verhältnisse (SALENSKY, CAULLERY, PIZON). Nur um von diesen Vorgängen einen Begriff zu geben, seien einige Stadien der jungen Colonie unter Zugrundelegung von PIZON's (1905) Darstellung kurz besprochen (Fig. 523 u. 524).

Am Oozoid tritt eine Thoracalknospe O^2 auf, die zur Ausbildung des Kiemendarmes und der zugehörigen vorderen Theile führt, so dass ein „ascidiozoïde bithoracique" entsteht, welches jedoch durch Rückbildung des ursprünglichen Thorax und Erhaltenbleiben der alten Abdominaltheile zum „ascidiozoïde monothoracique" wird (vgl. hierzu oben p. 721). Dieses Blastozoid liefert eine neue Thoracalknospe O^3, aber auch eine Abdominalknospe (Fig. 523), welche letztere sich mit dem früheren Thorax O^2 verbinden soll, während die Thoracalknospe O^3 mit den alten Abdominaltheilen verwächst. Aehnliche Verhältnisse bestehen auch bezüglich der folgenden Thoracal- und Abdominalknospen (Fig. 524 O^4 u. O^5), sowie bei den an das 1. Blastozoid sich anschliessenden Individuen. Von diesem ging die Bildung sowohl einer Thoracal- (B^2), wie Abdominalknospe aus, von denen sich die erstere mit den alten Abdominaltheilen, die letztere mit dem alten Thorax B^1 verbindet. Wenn dieser zurückgebildet wird, ersetzt ihn die Thoracalknospe B^3 (Fig. 524) und entsprechende Vorgänge vollziehen sich an den Thoracal- und Abdominalknospen der nachfolgenden Individuen (Fig. 524 B^3—B^8). Inwieweit dabei neben Knospungs- auch Regenerationsprocesse in Betracht kommen, kann hier nicht näher untersucht werden.

In Folge der geschilderten Vorgänge wird die Colonie immer individuenreicher und nimmt an Umfang zu, was auch noch dadurch befördert werden kann, dass im Stock erzeugte Larven nicht ausschwärmen, sondern sich gleich in ihm festsetzen und zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung schreiten. Auch kommt es zur Verschmelzung benachbarter junger Stöckchen, wie sie auch von anderen Ascidien, z. B. von den Botrylliden, bekannt ist. Bei Diplosoma liegen die Zoide in einer dünnen Schicht neben einander und die Stöcke bilden flache Krusten, während sie bei Didemnum zu dickeren, knollenförmigen Massen werden. In der Masse des Cellulosemantels treten Höhlungen auf und als ein solcher centraler Hohlraum, der sich mit der Aussenwelt verbindet, kommt die gemeinsame Cloake zu Stande.

C. Pseudostoloniale Knospung.

Epicardiale Knospung.

Distomiden.

Bei der Knospung der Distomiden besteht mehr wie bei anderen Abtheilungen der Ascidien die Vermuthung, dass sie auf die stoloniale Knospung zurückzuführen sein möchte; von einzelnen Autoren wurde sie direct als solche bezeichnet, wenn dies auch freilich nicht mit Recht geschah. Die Verhältnisse sind bei allen diesen Vorgängen schwer zu erkennen und so bestehen unter den Autoren recht verschiedene Auffassungen. Untersucht worden ist auch diese Form der Knospung häufig und mehr oder weniger eingehend, wobei fast immer Distaplia als Untersuchungsobject diente; es seien nur

die Namen von Kowalevsky, Della Valle, Uljanin, Herdman, Lahille, Salensky, Caullery, Julin, Hjort und Bonnevie genannt.

Die Larve von Distaplia ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr schon zur Zeit des freien Lebens die Ascidienform ausgebildet wird und es sind dann an dieser auch schon mehrere Knospen wahrzunehmen (Fig. 525 *k* u. *k'*), über deren Herkunft die Autoren freilich verschiedener Meinung sind. Nach Della Valle sollte die Knospung ventral an der hinteren Region des Kiemendarms an einer hinter dem Endostylende gelegenen Stelle erfolgen und hier eine Art Stolo prolifer bestehen (Fig. 525). Nach Salensky's späteren Beobachtungen jedoch, die mit denen von Julin bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen, geht die Knospung nicht direct vom Kiemendarm, sondern vom Epicard aus, wobei hier unberücksichtigt bleiben kann, welche von beiden Epicardialröhren (die rechte nach Salensky oder die linke nach Julin) betheiligt ist. Diese erste Knospe, die „Primordialknospe“ Salensky's, tritt bereits am Embryo auf, wenn dieser seine endgiltige Ausbildung noch nicht erlangt hat; sie besteht aus einer leichten Verdickung, bezw. Erhebung des Körperepithels, dem diese verursachenden Divertikel der Epicardialröhre, sowie den zwischen beiden Blättern einwandernden Mesenchymzellen, setzt sich also aus Ecto-, Meso- und Entoderm zusammen (Fig. 526 *A* u. *B*). Bald erhebt sie sich zu einer birnförmigen Gestalt und ihr Stiel schnürt sich schliesslich ab (Fig. 526 *C* u. *D*), so dass sie nunmehr ringsum vom Cellulosemantel umgeben ist. An dieser jungen Knospenanlage soll übrigens schon das Nervensystem, und zwar in Gestalt einer aus nur wenigen Zellen bestehenden Verdickung des Ectoderms angelegt sein (Fig. 526 *D*, Salensky, Julin).

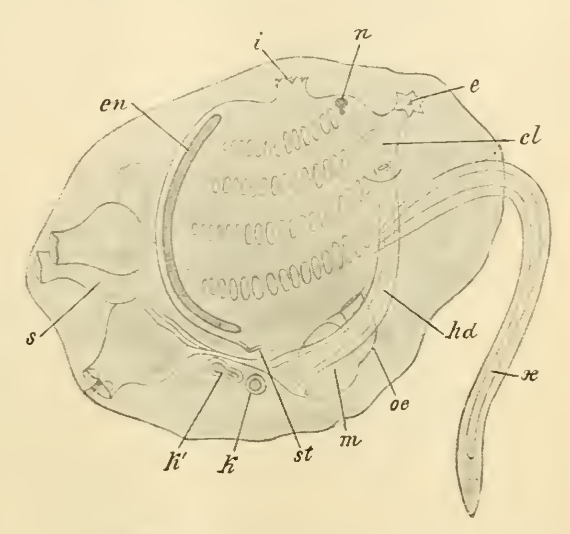


Fig. 525. Geschwänzte freischwimmende Larve von Distaplia magnilarva. (Nach Della Valle, 1881.) *cl* Cloake, *e* Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *hd* Hinterdarm, *i* Ingestionsöffnung, *k* abgelöste Knospe, *k'* Knospe in Theilung begriffen, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *s* Anheftungspapillen, *st* vermuthlicher Stolo, *x* Larvenschwanz.

Während nach der von Della Valle, Uljanin und Lahille gegebenen Darstellung auf die Bildung der Primordialknospe diejenige weiterer Knospen von der als Stolo gedeuteten Stelle aus erfolgen sollte (Fig. 526), ist dies nach den Beobachtungen von Salensky und Julin nicht der Fall, sondern es würde nur die einzige Knospe vom Mutterthier gebildet, die anderen sollten durch Theilung der

Primordialknospe entstehen. Dass die Knospen sich durch Theilung vermehren können, war übrigens auch schon von den drei vorher genannten Forschern, wie von KOWALEVSKY, beobachtet worden (Fig. 530 *B*). Die Primordialknospe scheint stets, nachdem sie sich in

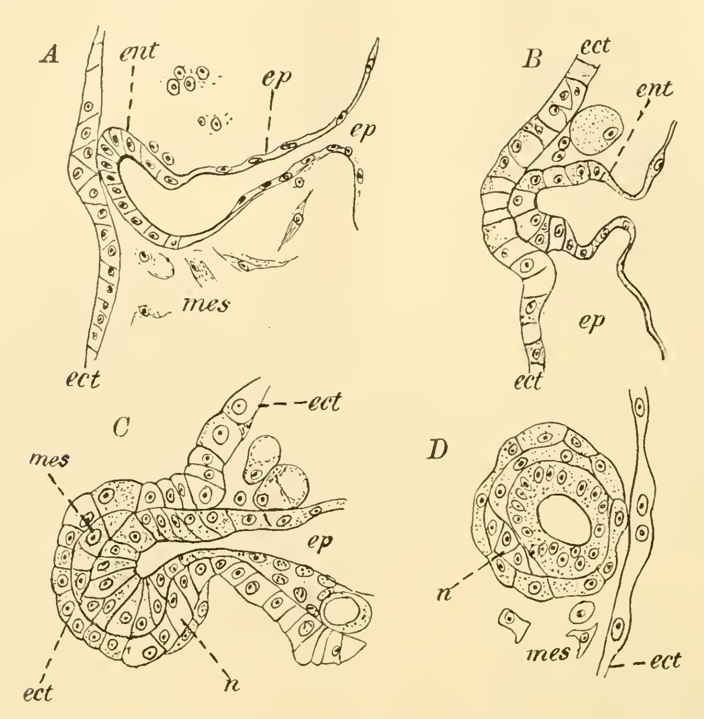


Fig. 526. Auf einander folgende Stadien der Knospenbildung am Embryo von Distaplia magnilarva. (Nach SALENSKY, 1893.)
ect Ectoderm (Hautepithel), *ent* (Entoderm), *ep* Epicardium, *mes* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems.

die Länge gestreckt hat, durch zwei Einschnürungen in drei Theilstücke zerlegt zu werden, von denen das hintere am umfangreichsten, das mittlere am weitesten zurück ist (Fig. 527 *A* u. *B*, SALENSKY, JULIN). Man hat also hier gewissermassen einen Stolo vor sich, der sich an

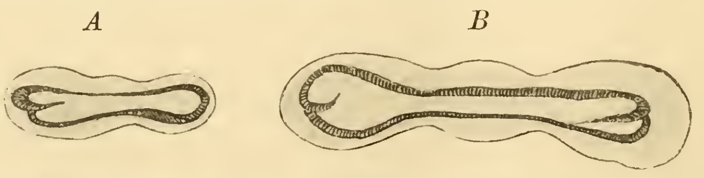


Fig. 527. Die Primordialknospe von Distaplia magnilarva in einem früheren und etwas späteren Zustand der Theilung. (Nach SALENSKY, 1893.)

der Verbindungsstelle mit dem Mutterthier ablöst und an dem dann erst die Differenzirung, sowie Ablösung der Knospen erfolgt, wenigstens lässt sich das Verhalten der „Primordialknospe“ derartig auffassen. Die Primordialknospe wie ihre Producte bleiben übrigens nicht an ihrer

Ursprungsstelle liegen, sondern wandern langsam nach vorn zu bis in die Nähe der zum Festheften der Larve dienenden Saugnäpfe.

Bezüglich der Larve und des aus ihr hervorgegangenen ersten Individuums (Oozoids) bestehen zwischen den Autoren ebenfalls gewisse Differenzen, indem das Oozoid nach Auffassung der einen (Lahille, Julin) erhalten bliebe, ja nach Lahille sogar am Stolo neue Knospen erzeugte, während es nach der Annahme Anderer einer allmählichen Rückbildung zum Opfer fiele (Uljanin, Salensky, Caullery). Die Larvenorgane, wie diejenigen des eigentlichen Oozoids mit Ausnahme des Cellulosemantels und gewisser noch zu erwähnender Theile verfallen einer völligen Auflösung (Fig. 528), wobei phagocytäre Processe eine Rolle spielen. Das hierdurch gewonnene Nährmaterial soll theilweise zur Vergrösserung des an Umfang stark zunehmenden Cellulosemantels verwandt, zum Theil aber den sog. Nährstolonen zugeführt und durch deren Vermittlung für das Wachsthum der Knospen verwerthet werden. Die Nährstolonen sind schlauchförmige Gebilde, von denen

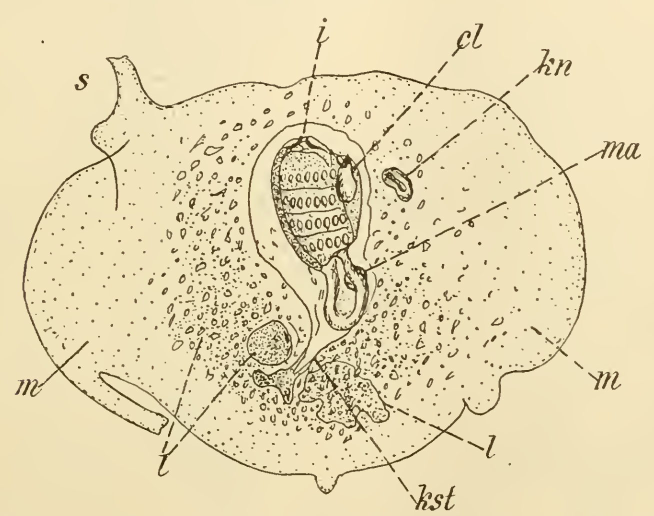


Fig. 528. Larve von *Distaplia magnilarva* im Zustand weit fortgeschrittener Rückbildung und mit ausgebildetem ersten Blastozoid. (Nach Salensky, 1893).

cl Cloake des ersten Blastozoids, *i* seine Ingestionsöffnung, *kn* Knospe in Theilung, *kst* Knospenstiel, *l* Reste des Larvenkörpers, *m* Mantel, *ma* Magen, *s* larvaler Befestigungsappart (Saugnäpfe und Papillen der Larve).

eines als sog. „Knospenstiel“ von dem ersten, unterdessen schon weiter entwickelten Blastozoid nach hinten verläuft, während die anderen drei von einem gemeinsamen Mittelpunkt nach vorn streben (Fig. 528 u. 529 *A* u. *B*). Die letzteren sollen von der larvalen Körperwand herrühren, von welcher sich nach Salensky's Beobachtung eine Rinne abhebt, die später zu einem geschlossenen Rohr wird. Dieses erstreckt sich von der Basis des Fixationsapparats nach dem Eingeweidesack, dadurch eine Verbindung zwischen beiden herstellend. Durch Spalten und weiteres Auswachsen dieses von Salensky nicht besonders glücklich als „Stolo“ der Larve bezeichneten Rohres würden später die „Nährstolonen“ entstehen (Fig. 529 *A* u. *B*). Die Höhlung dieser Röhren stellt eine Fortsetzung der Leibeshöhle dar und führt

in sich Mesenchymzellen und andere Zellenelemente. Dieses Röhrensystem entspricht der Anlage der späterhin sich weiter ausbreitenden, ernährenden Kanäle („Nährstolonen“, Mantelgefässe) der Colonie (Fig. 529 *A* u. *B*).

Die junge Colonie ist Anfangs flach, kuchenförmig (Fig. 528); in Folge des Auswachsens des 1. Blastozoids nimmt sie jedoch eine cylinderförmige Gestalt an (Fig. 529 *A* u. *B*). An ihrer Basis ist der Fixationsapparat in Form der drei zapfenförmigen Papillen noch mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Von dem umfangreich gewordenen Cellulosemantel umgeben liegt in ihr das grosse erste Blastozoid, darunter mehrere junge Knospen und das System der ernährenden Kanäle.

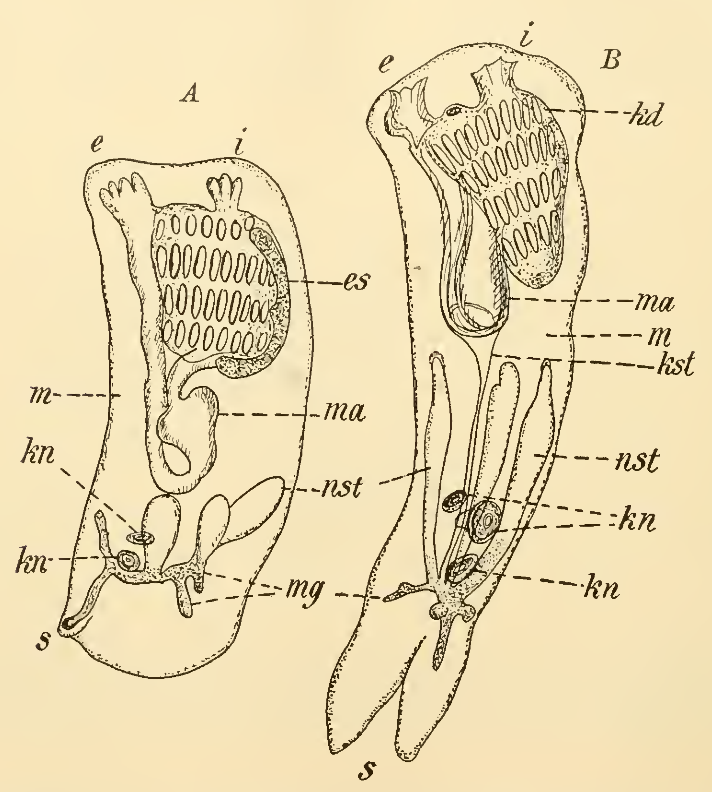


Fig. 529 *A* u. *B*. Junge Colonien von Distaplia magnilarva, aus dem ersten Blastozoid und *2* bezw. *3* Knospen bestehend. (Nach Salensky, 1893).

e Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung des Blastozoids, *kd* Kiemendarm, *kn* Knospen, *kst* Knospenstiel, *m* Mantel, *ma* Magen, *mg* Mantelgefässe, *nst* Nährstolonen, *s* Fixationsapparat der Larve.

Bezüglich des weiteren Verhaltens der Blastozoide erschien es zweifelhaft, ob ihnen die Fähigkeit zukäme, sich weiterhin durch Knospung zu vermehren oder ob dies nur bei den Embryonen bezw. Larven der Fall sei (Uljanin). Das Auswachsen zu individuenreichen Colonien spricht jedenfalls für die grössere Wahrscheinlichkeit des ersteren Verhaltens, wie denn auch das Hervorbringen weiterer Knospen

durch die Individuen der Colonie von seiten der späteren Autoren angenommen wird (LAHILLE, HERDMAN, SALENSKY, CAULLERY, JULIN, HJORT, BONNEVIE). Danach scheinen sich, abgesehen von den Angaben der erstgenannten beiden Autoren, die das Vorhandensein eines Stolo annehmen, die Knospen an den Blastozoiden in ganz ähnlicher Weise wie die Primordialknospe zu bilden. Auch diese in der Colonie erzeugten Knospen vermehren sich durch Theilung, zeigen jedoch darin ein anderes Verhalten als die vom Oozoid hervorgebrachten Knospen, dass sie bereits Geschlechtszellen, und zwar in ziemlichem Umfang enthalten, wie schon aus den älteren Untersuchungen A. KOWALEWSKY's hervorging (Fig. 530 *A* u. *B*). Die erste Knospengeneration soll niemals Geschlechtsproducte hervorbringen, sondern dies geschieht erst in den folgenden Generationen, vielleicht schon in der zweiten.

Wenn die Colonie nur aus verhältnissmässig wenigen (bei Distoma 3—12) Individuen besteht, ist deren Anordnung eine sehr einfache; sie stellen sich neben einander oder ordnen sich zu einigen kreisförmigen Gruppen an. Das Fehlen der gemeinsamen Cloake bedingt eine gewisse Selbstständigkeit der Blastozoide. Bei den individuenreicheren Stöcken von Diazona, an denen die Einzelindividuen ziemlich vorspringen, fügen sie sich neben einander und sind in mehreren concentrischen Kreisen an der Colonie aufgestellt. Mit der fortschreitenden Neubildung von Individuen kann auch hier eine Zurückbildung der älteren verbunden sein. Dies geschieht z. B. am Gipfel der langgestielten Colonie von Colella pedunculata, während darunter die in geschlechtlicher Fortpflanzung befindlichen Individuen (auch jüngere und jüngste Blastozoide) in ziemlich regelmässiger Anordnung vertheilt sind. Bei Colella (von HARTMEYER übrigens wieder zu Distoma gestellt) fand CAULLERY an den gestielten, hutpilzförmigen Stöcken einen Dimorphismus der Individuen, indem im Bereich des Huts gewöhnliche Blastozoide, weiter unten am Stiel aber solche liegen, die besonders im Ectoderm mit Reservestoffen dicht angefüllt und als „Ruheknospen" wohl zum späteren Ersatz der im oberen Bereich der Colonie absterbenden Individuen bestimmt sind. — Ob es sich bei den verzweigten Colonien von Colella, z. B. Colella ramulosa HERDMAN (1886), um eine Verzweigung der Colonie selbst handelt, wie zu vermuthen ist, oder ob die Bildung von Aus-

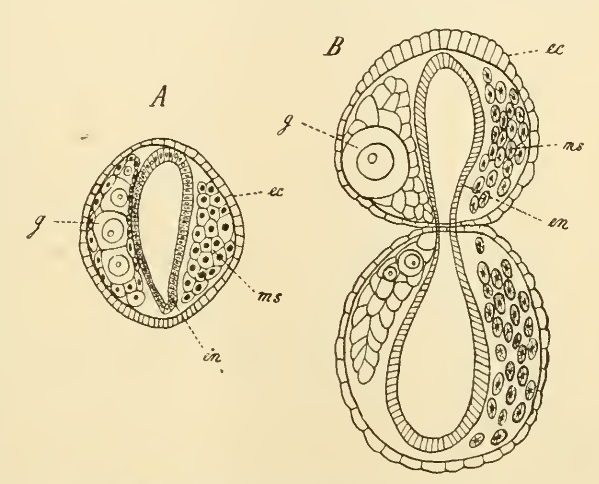


Fig. 530. Blastozoidknospe und deren Theilung bei Distaplia. (Nach KOWALEVSKY, 1874.)
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *ms* Mesoderm.

läufern dabei in Betracht kommen könnte, müssten besonders darauf gerichtete Untersuchungen zeigen.

Die Distomiden, besonders Distaplia, haben wiederholt als Untersuchungsobject für die Organentwicklung bei der Knospung gedient, doch konnte hierauf, wie auf die Ausbildung der Ascidienform nicht eingegangen werden. Um Wiederholungen zu vermeiden, seien diese Betrachtungen in einen besonderen Abschnitt verwiesen (vgl. p. 742).

Postabdominale Theilung.

Polycliniden.

Die am Hinterende der jungen Individuen mehr nach Art einer Quertheilung sich vollziehende Knospung der Polycliniden ordnen wir deshalb der pseudostolonialen Knospung unter, weil das stark veränderte Hinterende mit einem Stolo vergleichbar ist und auch die Neubildung der Individuen ähnlich wie an einem solchen vor sich geht. Diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung findet man auch als ovariale Knospung („bourgeonnement ovarien“) bezeichnet, welche Benennung von Giard (1872, p. 575) im Hinblick auf das weit nach hinten gerückte Ovarium gewählt wurde. Ausser von ihm ist diese Art der Knospung in eingehender Weise von A. Kowalevsky (1874) studirt worden, wie sie dann später durch Maurice und Schulgin, Pizon, Hjort und Caullery wieder verfolgt wurde.

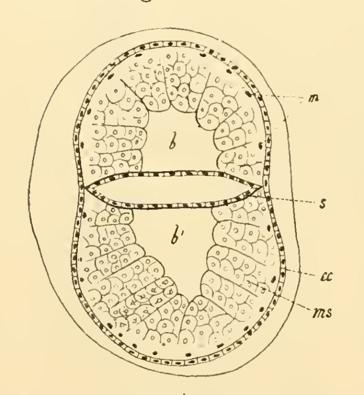


Fig. 531. Querschnitt durch das Postabdomen eines jungen Individuums von Amaroecium. (Nach Kowalevsky, 1874.)
b dorsaler, *b'* ventraler Blutsinus, *ec* Ectoderm, *m* Muskelfasern, *ms* Mesoderm, *s* Scheidewand (Epicardialrohr).

Die eigenartige Form der Knospung hängt damit zusammen, dass das Hinterende der Larve sehr bald nach ihrer Festsetzung sehr lang auswächst, so dass man drei Abschnitte an ihrem Körper, Thorax, Abdomen und Postabdomen unterschieden hat (Fig. 533 *A*). Im letzteren kommen weiterhin die hermaphroditischen Geschlechtsorgane zur Ausbildung, doch geschieht dies erst in späteren Generationen, denn zunächst folgen mehrere auf ungeschlechtlichem Wege erzeugte Generationen auf einander, welche die bekannten gelappten und krustenartigen Colonien des Amaroecium und anderer Polycliniden bilden. Bei der jungen, vor der ungeschlechtlichen Fortpflanzung stehenden Larve, zeigt das Postabdomen einen sehr einfachen Bau (Fig. 531). Unter dem ectodermalen Epithel liegt eine voluminöse Mesodermschicht, deren Zellen zum Theil mit Fettsubstanzen erfüllt sind, so dass sie offenbar auch als Reservestoffbehälter dient. Zwischen ihr und dem Ectoderm treten Längsmuskelbündel auf. Gegen die Mitte zu bleibt ein Theil der Leibeshöhle vom Mesoderm frei; sie ist eine Fortsetzung derjenigen des Thorax und Abdomens. Das ganze Postabdomen wird aber durchzogen von einem dorsoventral stark abge-

platteten Kanal, der die Leibeshöhle somit in eine dorsale und ventrale Hälfte theilt. In dieser Scheidewand hat man das Epicardialrohr vor sich, welches bei jungen Thieren als flaches Divertikel des Kiemendarmes erkennbar ist und von diesem dicht hinter dem Ende des Endostyls, zwischen diesem und dem Oesophaguseingang entspringt (Kowalevsky). Dies scheint mit zwei symmetrisch gelagerten Oeffnungen zu geschehen, denn das Epicardialrohr gabelt sich an der Wurzel (Maurice-Schulgin, 1884; Hjort, 1896), wie dies auch von anderen Formen bekannt ist (van Beneden und Julin). Die Anfangs ganz kurze Ausstülpung wächst schon in dem noch recht jungen

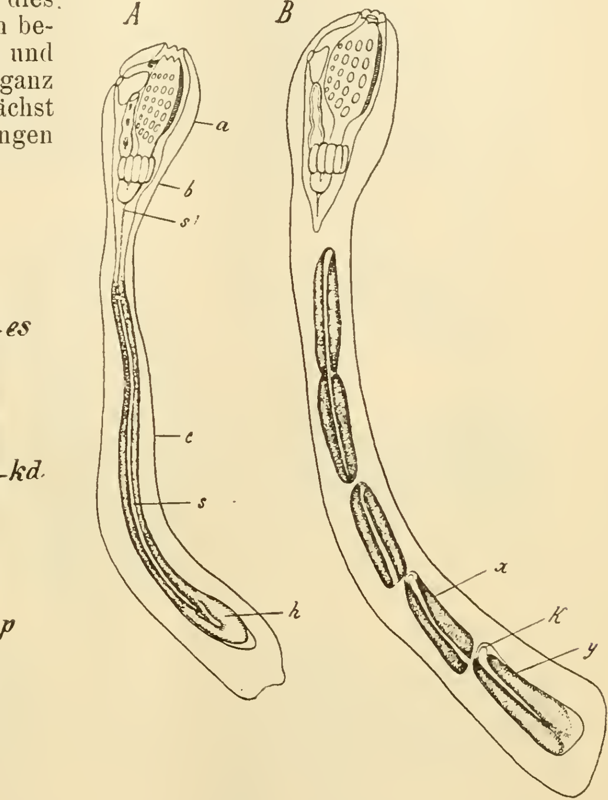


Fig. 532. Fig. 533.

Fig. 532. Amaroecium roseum, Oozoid nach der Metamorphose der Larve. (Nach Hjort, 1896.)

cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialrohr, *es* Endostyl, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *ma* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus.

Fig. 533. Junges Amaroecium mit langem Postabdomen vor Beginn (*A*) und während der Knospung (*B*). (Nach A. Kowalevsky, 1874.)

a Thorax, *b* Abdomen, *c* Postabdomen, *h* Herz, *k* vorderes aufgetriebenes Ende des Epicards im hintersten Blastozoid, *s* Scheidewand (Epicard), *s'* deren basaler Theil, *x*, *y* abgetrennte Theilstücke des Postabdomens (junge Blastozoide).

Thier bedeutend aus und stellt in diesem bald nach der Metamorphose einen ziemlich langen Schlauch dar (Fig. 532), der dann mit der Verlängerung des Postabdomens immer weiter fortschreitet (Fig. 533 *A*). An seinem Ende und somit ziemlich an demjenigen des Postabdomens liegt der Herzschlauch. Die Verbindung des Epi-

cardialrohrs mit dem Kiemendarm ist später nicht mehr nachweisbar, scheint also geschlossen zu sein oder das Epicardialrohr löst sich sogar ganz vom Kiemendarm ab.

An dem, wie man sieht, recht einfach gebauten und eigentlich nur am distalen Ende mit einem besonderen Organ des gemeinsamen Körpers, dem Herzen, versehenen Postabdomen erfolgt nun die Knospung oder „Theilung", wie sie gewöhnlich genannt wird. Ihren Anfang nimmt sie damit, dass sich das Postabdomen (innerhalb des Cellulosemantels) vom übrigen Körper abschnürt und ausserdem durch eine Anzahl ringförmiger Einschnürungen in einer Reihe hinter einander liegender Theilstücke zerfällt, von denen jedes einem Blastozoid entspricht (Fig. 533 *B*). Ihre Zahl richtet sich nach der Länge des Postabdomens; zuweilen bilden sich nur 3 bis 4 Blastozoide, doch können ihrer auch bis 12 und 18 entstehen. Die regelmässige Anordnung zu einer Reihe wird bald aufgegeben; die Blastozoide ver-

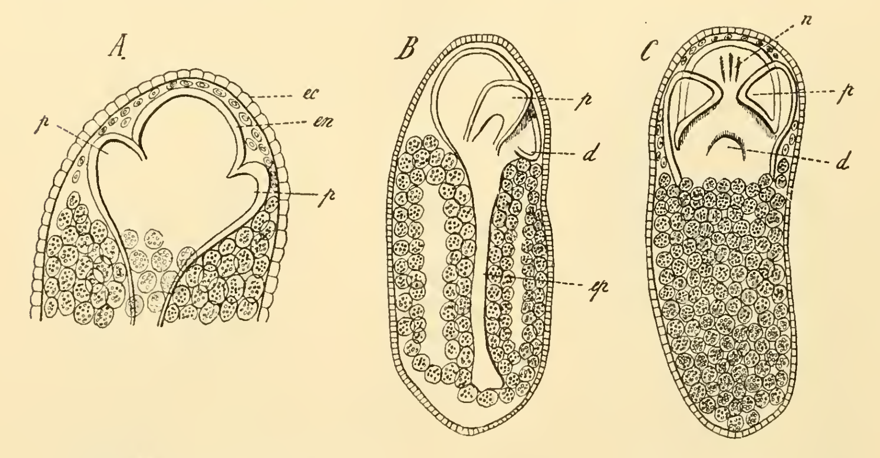


Fig. 534. Drei Entwicklungsstadien der Knospen von Amaroecium. (Nach KOWALEVSKY, 1874.)

A Dorsalansicht des vorderen Körpertheiles, *B* Seitenansicht, *C* Dorsalansicht eines etwas späteren Stadiums.

d Darmanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Epicardialrohr, *n* Nervenrohranlage, *p* Pericardialsäcke.

schieben sich gegen einander, rücken innerhalb des Cellulosemantels nach vorn und lagern sich neben das Mutterthier, wodurch die Colonie aus der gestreckten in eine kürzere und breitere Form übergeht (Fig. 534 *B* u. 536 *A*). Das Mutterthier, welches bei dem Theilungsvorgang sein Herz eingebüsst hatte (Fig. 533 *A* u. *B*), bildet anstatt dieses im distalsten Blastozoid gelegenen und dort zu Grunde gehenden Herzens ein neues, ebenso wie sein Hinterende zu einem neuen Postabdomen auswächst.

Die Blastozoide haben vorläufig noch eine gedrungene Form; in ihnen erweitert sich das vordere, proximale Ende ihres Entodermschlauchs kolbenartig, und diese Anschwellung wird zum Kiemendarm des neuen Individuums, während der schmal bleibende Hauptheil das Epicardialrohr des Blastozoids liefert (Fig. 533 *B*, Fig. 534 *A* u. *B*, Fig. 536 *A*). An dem aufgetriebenen Theil zeigen zwei symmetrisch gelegene Ausstülpungen die Anlage der Peribranchialräume, eine

hintere unpaare diejenige des Darmes an (Fig. 534 *A*—*C*). An der Dorsalseite vorn ist die Anlage des Nervenrohres bemerkbar, auch sie also entodermal wie diejenige der Peribranchialsäcke bei diesen und anderen Ascidien (p. 746). Später kommt es zur Ausbildung des Endostyls, der Cloake, sowie der Ingestions- und Egestionsöffnung, so dass also die Ascidienform der Hauptsache nach angelegt ist (Fig. 535). Die Leibeshöhle zeigt sich, zumal in den früheren Stadien, noch dicht von der Reservestoffe führenden Mesenchymmasse erfüllt, die sich dann später auflockert. Das Hinterende der Blastozoide wächst schliesslich in der bekannten Weise zum Postabdomen aus (Fig. 536 *B*).

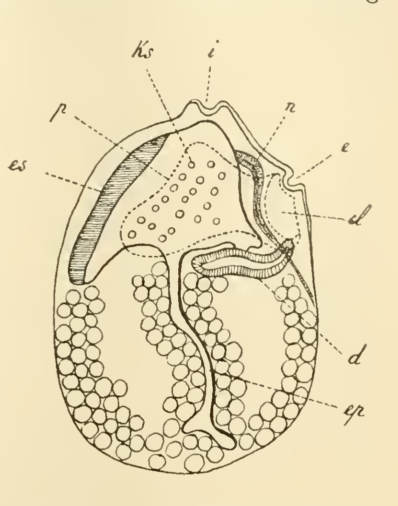


Fig. 535. Späteres Entwicklungsstadium der Knospe von Amaroecium. (Nach KOWALEVSKY, 1874.)
cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten.
Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 534.

Die Entwicklung der Blastozoide erfolgt ziemlich ungleichmässig, was wohl ihrer Lagebeziehung zum Mutterindividuum entspricht. Während einige schon ziemlich weit ausgebildet sind, können andere noch sehr zurück sein (Fig. 536 *A*). Hat das Postabdomen die genügende Länge erreicht, so verhalten sich die Blastozoide ebenso, wie es vorher vom Oozoid geschildert wurde, d. h. sie vermehren sich durch

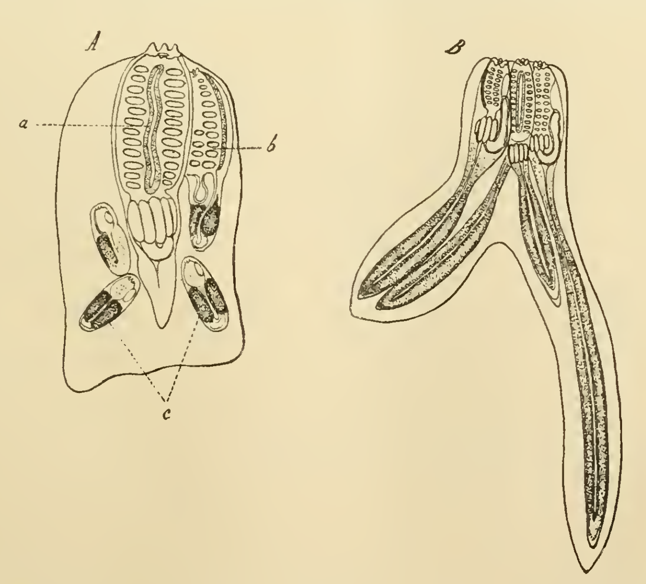


Fig. 536. Zwei junge Colonien von Amaroecium in früherem und späterem Zustand. (Nach A. KOWALEVSKY, 1874.)
a Mutterthier, *b* weiter ausgebildetes, *c* jüngeres Blastozoid.

denselben „Theilungsvorgang“. Indem sich die neu entstehenden Individuen neben dem Mutterthier anordnen (Fig. 536 *A*), erfolgt die Vergrösserung der Colonie in ziemlich gleichmässiger Weise, doch kann die Wanderung der jungen Blastozoide auch in etwas anderer Richtung geschehen, oder die Postabdomen biegen seitwärts aus (Fig. 536 *B*), wodurch sich dann eine Spaltung und Verzweigung des Stockes ergiebt.

Die weitere Ausgestaltung und Organbildung soll hier eben so wenig, wie bei den vorher besprochenen Knospungsarten der Ascidien besprochen werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf das Folgende verwiesen, (vgl. p. 742 ff.), jedoch muss auf das Verhalten des „Postabdomens“ im Vergleich zu ähnlichen Einrichtungen bei anderen Ascidien noch eingegangen werden. Es stellt eine schlauchförmige Verlängerung des Körpers dar, bestehend aus Ectoderm, Mesoderm und Entoderm, den Fortsetzungen der entsprechenden Körperschichten und letzteres besonders des Kiemendarmes (als Epicardialrohr). Das sind ungefähr die gleichen Bauverhältnisse, wie sie die Stolonen anderer Tunicaten erkennen lassen (vgl. p. 766 u. 778). Auch bei ihnen verläuft in der Mitte des Stolo ein Entodermfortsatz, durch welchen die Leibeshöhle in einen dorsalen und ventralen Abschnitt getrennt wird, die sich dadurch von einander auszeichnen, dass der Blutstrom in beiden ein entgegengesetzter ist (Fig. 531 u. 538, Fig. 575 u. 576, p. 778 u. Fig. 587, p. 790). Allerdings ist ein Unterschied darin gegeben, dass im Postabdomen der Polycliniden das Herz am freien Ende dieses Körperfortsatzes gelegen ist, während es bei echten Stolonen, wie bei denen von Clavellina und anderer socialer Ascidien an der Basis des Stolo liegt. Ferner gelangen im Postabdomen noch Geschlechtsorgane zur Ausbildung, während die Stolonen anderer Tunicaten keine wichtigeren Organe des mütterlichen Körpers mehr enthalten, sondern zu Fortsätzen geworden sind, die ausschliesslich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen. Das Postabdomen der Polycliniden gehört also noch mehr der ganzen Organisation des mütterlichen Körpers an, als es bei jenen eigentlichen Stolonen der Fall ist. Man hat daran gedacht, dass die Stolonen durch ein solches Auswachsen des Körpers, wie man es im Postabdomen der Polycliniden vor sich hat, entstanden sein könnten. Dann hätten sich Herz und Genitalorgane allmählich aus diesem verlängerten hinteren Körpertheil zurückgezogen und an seine Basis verlagert; dabei ist übrigens zu bemerken, dass diese Verlagerung nicht immer in gleicher Weise erfolgt wäre, denn bei den Clavellinen liegt das Herz an der Ventralseite des Epicardialrohrs, bei den Pyrosomen hingegen dorsal von dem, letzteren zu vergleichenden Endostylfortsatz (p. 737 u. 764).

Die genannten Unterschiede in den einzelnen Abtheilungen würden für die Beurtheilung des Vorganges kaum in Betracht kommen, nur fragt es sich, ob der Stolo wirklich durch ein derartiges Auswachsen des ganzen Hinterendes oder nicht vielmehr knospenartig an einem beschränkteren Theil des Kiemendarmes und der Körperoberfläche entstanden ist, worauf die früher besprochenen Knospungserscheinungen hindeuten könnten (p. 713, 728). Denkbar ist es jedenfalls, dass in einen auf diesem Wege entstandenen Fortsatz des Körpers jene Organe (Herz- und Geschlechtsorgane) erst nachträglich verlagert würden. Dann wäre der Weg für die Deutung des Postabdomens der Polycliniden ein umgekehrter und es würde sich von den Stolonen anderer Tunicaten und Ascidien herleiten. Dass an ihm die Neubildung der Individuen nach Art einer Quertheilung stattfindet,

würde sich auch mit dieser Auffassung vereinigen lassen, denn an den echten Stolonen können die Blastozoide auf ganz ähnliche Weise entstehen. Ebenso würde das Verhalten derjenigen Polycliniden damit zu vereinigen sein, bei welchen das Postabdomen ganz besonders lang wird, sich verzweigt und wie ein Stolo an der Unterlage hinkriecht, wie es bei Circinalium der Fall sein kann. Mit Recht ist dieses letztere Verhalten andererseits auch so gedeutet worden, dass es sich hierbei um eine besonders weitgehende, directe Verlängerung des Körpers zur Stolonenbildung handele. Es wird auf diese Fragen noch in anderer Verbindung zurück zu kommen sein (vgl. p. 811 u. 851).

D. Stoloniale Knospung.

Clavelliniden und Perophoriden.

Die Bildung von Ausläufern (Stolonen), an denen durch Knospung neue Individuen entstehen, findet sich in besonders ausgeprägter Weise bei den socialen Ascidien, und ist vor Allem an Clavellina und Perophora studirt worden. Ausser A. Kowalevsky, Seeliger, E. van Beneden, Julin und Lahille haben später Ritter und Lefevre die Stolonenknospung der Ascidien eingehend untersucht.

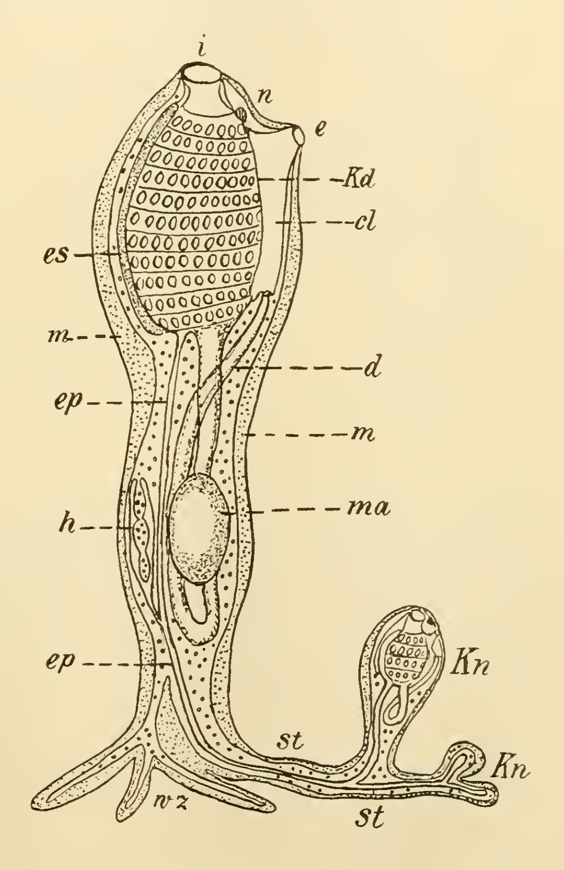


Fig. 537. Aus der Larve hervorgegangenes Thier (Oozoid) von Clavellina mit Stolo und Knospen. (Nach Seeliger, 1896 u. 1904.)
cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialrohr, *es* Endostyl, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *kn* Knospen, *m* Mantel, *ma* Magen, *n* Ganglion, *s* Stolo, *wz* Wurzelausläufer.

Vom Hinterende der betreffenden Individuen gehen schlauchartige Fortsätze aus, welche entweder als Wurzelausläufer zum Festhalten der Colonie an der Unterlage oder aber zum Hervorbringen der Knospen dienen (Fig. 537). Der Stolo prolifer besteht, wie das Postabdomen der Policliniden, im Wesentlichen aus drei Schichten, dem Hautepithel, dem zu der central verlaufenden Scheidewand abgeplatteten entodermalen Epicardialrohr und dem zwischen beiden liegenden Mesoderm, wozu noch die auch den Stolo überziehende Cellulose-

mantelschicht kommt (Fig. 537 u. 538). Alle diese Schichten des Stolo sind die Fortsetzung der entsprechenden Theile des Ascidienkörpers (Fig. 537). Das Septum ist in sehr ausgesprochener Weise als Scheidewand ausgebildet, indem es sich dicht an die seitliche Stolowandung anfügt und der Hohlraum des Epicardialrohrs in Folge der weit gehenden Abplattung durch Aneinanderlegen der Blätter schwindet (Fig. 538). Der mesodermale Antheil des Stolo erscheint gegenüber demjenigen im Postabdomen der Polycliniden (Fig. 531, p. 732) insofern stark reducirt, als er im Wesentlichen aus einzelnen in einem weiten Hohlraum verstreuten Zellen besteht (Fig. 538). Dies sind hauptsächlich Blutzellen, welche in den beiden Stoloröhren in entgegengesetzter Richtung fortgetrieben werden, im einen Kanal nach der Stolospitze, im anderen nach der Basis zu. Wenn sich die Contractionsrichtung des Herzens in der bekannten Weise umkehrt, so geschieht dies auch mit dem Blutstrom. Diese Art der Blutcirculation im Stolo wird dadurch ermöglicht, dass die Scheidewand nicht ganz bis an die blinden Enden des Stolo reicht, sondern die beiden Kanäle hier in einander übergehen und in Folge dessen an diesen Stellen ein Umbiegen des Blutstromes aus der einen in die entgegengesetzte Richtung erfolgen kann.

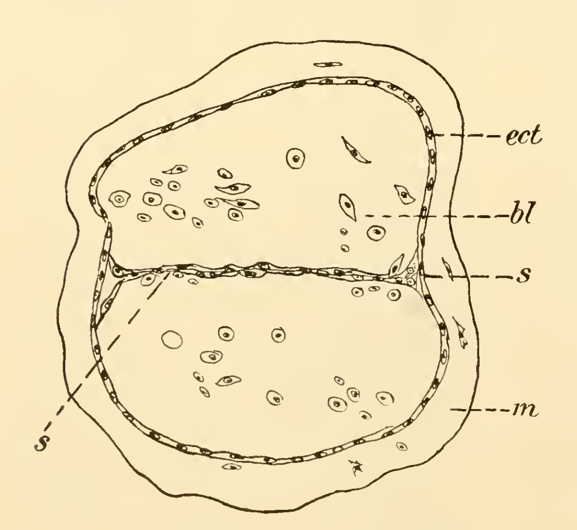


Fig. 538. Querschnitt durch den Stolo prolifer von Perophora viridis. (Nach Lefevre, 1898.)
bl Blutsinus mit Mesenchymzellen, *ect* Ectoderm, *m* Cellulosemantel mit vereinzelten Zellen, *s* Septum.

Das für die Bildung der Knospen wichtige Septum des Stolo wurde in Uebereinstimmung mit den bei den Policliniden obwaltenden Verhältnissen (Fig. 531—533, p. 732) als Fortsetzung des Epicardialrohrs und damit als ein Derivat des Kiemendarmes angesehen (Fig. 537), doch ist dem hinzuzufügen, dass diese besonders auf den Angaben von E. van Beneden und Julin beruhende Annahme nicht so ganz sicher begründet erscheint. Die von Seeliger (1905) erhobenen Zweifel lassen jedenfalls eine neue Prüfung dieses Verhaltens in Oozoid und Larve wünschenswerth erscheinen, und dies um so mehr, als von Lefevre beschrieben und abgebildet wird, wie bei den Blastozoiden von Perophora das Stoloseptum nicht in die Wandung des Kiemendarmes, sondern in diejenige des (linken) Peribranchialsackes übergeht. Wenn sich dies so verhält, so würde damit, wie auch schon Seeliger aussprach, eine Annäherung an die palleale Knospung anderer Ascidien gegeben sein (vgl. p. 712 ff.).

An den Stolonen treten Ausbuchtungen auf (Fig. 537), die sich zum Theil zu Nebenästen ausbilden oder Knospen liefern und in

diesen beiden Fällen mit der Entodermlamelle versehen sind, doch kann diese auch fehlen und dann handelt es sich um sterile Aeste, die zur Knospenbildung nicht befähigt, sondern den vorerwähnten Wurzelausläufern zu vergleichen sind. Derartige kürzer bleibende und in der Nähe der Knospenanlagen zur Entwicklung kommende Ausstülpungen des Stolo können grösstentheils mit Mesenchymzellen erfüllt sein und dürften Nährsubstanzen führen, so dass sie als **„Nährkammern“** für die Knospenentwicklung von Bedeutung sind (SEELIGER).

Im Zusammenhang damit seien die von H. KERB (1908) beschriebenen **Winterknospen** der Clavellina erwähnt, welche nach seiner Darstellung aus einer Cellulosehülle, dem darunter liegenden Epithel und einer sie ausfüllenden Mesenchymmasse bestehen. Die letztere entstammt dem Zellenmaterial der sich mit Eintritt der ungünstigen Jahreszeit zurückbildenden Ascidie, das äussere Epithel soll vom Körperepithel herrühren; wahrscheinlich bestanden die Winterknospen demnach aus Ectoderm und Mesenchym. Daraus würden sich, wenn die ungünstige Zeit überstanden ist und die Dauerknospen ihren Zweck erfüllt haben, beim Eintreten günstiger Verhältnisse, besonders zu Beginn des Frühjahrs, die Organe der Ascidie von neuem aufbauen, ähnlich wie es DRIESCH bei seinen überraschenden, im nächsten Capitel eingehender zu behandelnden Regenerationsversuchen beobachtete.

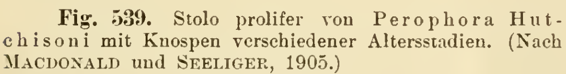


Fig. 539. Stolo prolifer von Perophora Hutchisoni mit Knospen verschiedener Altersstadien. (Nach MACDONALD und SEELIGER, 1905.)
a das freie fortwachsende, *b* das der Basis genäherte Ende.

Die Knospen selbst pflegen in der Nähe des freien Endes am Stolo aufzutreten, doch wächst dieses weiter, so dass die Knospenanlagen dann auch weiter nach der Basis zu gefunden werden (Fig. 539). Dieser Entstehungsweise entsprechend liegen die älteren Knospen der Basis, die jüngeren der Spitze des Stolo näher (Perophora), doch gilt diese Regelmässigkeit in der Vertheilung nicht durchgehends, indem (sowohl bei Perophora, wie auch bei Clavellina) junge Knospen sich zwischen die vorhandenen älteren einschieben können. Die Knospenanlage giebt sich durch Höherwerden des einschichtigen Ectoderms zu erkennen, welches sich dann ausstülpt, worauf reichlich Mesenchymzellen in die Ausbuchtung wandern. Die Betheiligung der Scheidewand an der Knospenbildung gestaltet sich ziemlich einfach, wenn das Septum hohl ist und seine Wand sich in die Knospenanlage vorbuchtet. Schwieriger liegen die Verhältnisse, wenn die beiden Entodermlamellen der Scheidewand dicht an einander liegen (Fig. 538). Während im ersteren Fall die Entodermhöhle der Knospe mit derjenigen des Stolo in Verbindung steht, ist sie im anderen Fall von vornherein abgeschlossen; auch gestalten sich die Lagenverhältnisse der Knospen dementsprechend und zumal

mit ihrer weiteren Ausbildung verschieden, worauf jedoch hier nicht näher eingegangen, sondern nur auf die Ausführungen der betreffenden Autoren (Kowalevsky, Seeliger, van Beneden und Julin, Ritter, Lefevre) verwiesen werden kann. Es sei nur festgestellt, dass die Knospenanlage auch bei der stolonialen Knospung eine dreischichtige ist, so wie wir sie früher kennen lernten.

Gelegentlich erfolgt übrigens die Anlage der Knospe in einer ganz anderen als der im vorstehenden geschilderten Weise, indem innerhalb der Cellulosehöhle des Stolo der Ectodermschlauch sich an mehreren Stellen einschnürt und dadurch eine Anzahl ziemlich unabhängig hintereinander liegender Stücke zu Stande kommt, wie Seeliger es bei älteren Stolonen von Clavellina lepadiformis beobachtet. Dann wird das Entoderm des Stoloseptums direct zu demjenigen des betreffenden Theilstücks und der Vorgang lässt sich also mit der Theilung des Postabdomens der Polycliniden in Vergleich setzen (Fig. 533, p. 733). Seeliger selbst vergleicht ihn mit der Frustelbildung der Hydroiden (p. 573).

Die Anfangs dem Stolo mit breiter Basis aufsitzende Knospe verschmälert sich später am Grunde, so dass sie schliesslich durch eine Art Stiel mit dem Stolo verbunden ist. Es scheint, dass sich dieser Knospenstiel dauernd erhalten und damit eine bleibende innige Verbindung der Blastozoide durch den Stolo gewährleisten kann (Perophora), doch kann andererseits (sowohl bei Vertretern der Gattung Perophora wie bei Clavellina) die Verbindung früher oder später unterbrochen werden, wie dies besonders Seeliger in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen von Lahille, Ritter und Lefevre betonte. Dagegen treten die vorerwähnten steril bleibenden und als Nährkammern gedeuteten Knospen in enge Beziehung zu den Blastozoiden, indem sie mit dem fortschreitenden Wachsthum der Knospe an diese heranrücken, um schliesslich auf sie überzutreten und ihr einzeln oder meist zu mehreren als kolbige, dicht mit Blutkörperchen angefüllte Ausstülpungen des Knospenectoderms aufzusitzen (Seeliger, 1905). Unterdessen ist die Knospe beträchtlich herangewachsen, und ihre drei Schichten, besonders aber das innere Blatt, machen die zur Ascidienform führenden Entwicklungsvorgänge durch (Fig. 537 u. 539), auf die bei Besprechung der Organbildung näher eingegangen werden soll.

Soweit die stoloniale Knospung der Ascidien bis jetzt genauer studirt worden ist, scheint es, als ob die Bildung eines Stolo prolifer ausschliesslich dem Oozoid zukäme und alle Blastozoide von diesem einen Stolo ausgingen, der ein weitgehendes Wachsthum besitzt und seine Bildungsfähigkeit zeitlebens bewahrt. Zwar treten zuweilen Knospen so dicht an der Basis der Blastozoide auf, dass sie von diesen auszugehen scheinen und man an eine auch von diesen erfolgende Stolonenbildung gedacht hat (Clavellina), doch dürfte es sich in solchen Fällen um Knospen handeln, die vom Oozoidstolo erzeugt und nur in die nächste Nähe der Blastozoide gerückt sind (Seeliger, 1905). Wenn sich dies so verhält, dann würden sich die Blastozoide nur auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen, während dem Oozoid die Fähigkeit sowohl der geschlechtlichen, wie der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zukommt.

Was die **Stockbildung der socialen Ascidien** anbelangt, so ist sie vor derjenigen der Synascidien dadurch ausgezeichnet, dass die

einzelnen Blastozoide nicht wie dort mehr oder weniger zusammengedrängt in dem gemeinsamen Cellulosemantel liegen (Fig. 513—515, 524 u. 536), sondern eine gewisse Selbstständigkeit bewahren, indem sie nur durch die Basalpartie mit einander verbunden erscheinen (Fig. 537). Nichtsdestoweniger kann gerade bei ihnen die organische Verbindung zwischen den einzelnen Individuen insofern eine besonders innige sein, als die stoloniale (Entoderm- und Leibeshöhlen-)Verbindung erhalten bleiben kann, wie schon aus dem weiter oben Mitgetheilten hervorging. Bei den Synascidien hingegen pflegt der durch die Entstehung bedingte organische Zusammenhang der einzelnen Individuen gelöst zu werden, und erst nachträglich kann dann, abgesehen von dem engen Zusammenleben innerhalb des gemeinsamen Cellulosemantels, wieder eine innigere Verbindung durch Verschmelzen der Mantelgefässe hergestellt werden.

E. Concrescenz (Aggregation).

Nachdem von der Bildung verschiedenartiger Ascidienstöcke auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung schon wiederholt die Rede war, sei noch auf deren Entstehung durch Verschmelzen vorher selbständiger Individuen hingewiesen, wie sie auch bei den Monascidien vorkommen kann. Nicht selten setzen sich die Larven ziemlich dicht neben einander fest, so dass sie mit fortschreitender Entwicklung und Grössenzunahme in enge Berührung und schliesslich zur Verwachsung kommen. Auf diese Weise entstehen eng mit einander verbundene Gruppen von 2, 4, 6, 8 bis 20 und mehr Individuen, wie sie bei Ascidia, Styela, Styelopsis, Ciona und anderen Gattungen der Monascidien gefunden werden. Es sei hier zum Vergleich an die ähnlichen Verwachsungen von mehreren Individuen bei den Schwämmen und Cölenteraten erinnert (p. 492 u. 578).

Die Verwachsung betrifft in der Hauptsache den Cellulosemantel, kann aber so weit gehen, dass die mit einander vereinigten Individuen vollständig von diesem umgeben sind und also wie bei einer Synascidiencolonie in einem gemeinsamen Mantel stecken. Es mag sein, dass derartige Verwachsungen auch zu noch innigeren Gewebsverbindungen führen können. Jedenfalls scheint es, dass solche Aggregationen bei Monascidien gelegentlich für gemeinsamen Ursprungs gehalten worden sind (vgl. Seeliger, in Bronn's Class. u. Ordn., 1905, p. 175 u. 973).

Concrescenzen kommen in Verbindung mit Stockbildung auch bei socialen und Synascidien vor; so wurde schon früher erwähnt, dass die Stöcke von Diplosoma durch nicht ausschwärmende, sondern im Stock verbleibende Larven, die sich zwischen die vorhandenen Blastozoide einfügen, eine Vergrösserung erfahren. Letzteres geschieht auch dadurch, dass einzelne Larven sich an Stöcke ansetzen, um ebenfalls mit ihnen zu verschmelzen und weiter zu wachsen, wie dies bei Clavellina beobachtet wird und auch bei Distaplia und Botrylloides der Fall zu sein scheint. Bei den letztgenannten beiden Formen scheint nicht allzuselten eine Verwachsung zweier Oozoide vorzukommen, die nach den Beobachtungen von Pizon an Botrylloides nicht nur eine solche der Cellulosemäntel ist, sondern durch Verschmelzen der Mantelgefässe eine besonders innige wird (Fig. 540). Dann ist also die Verbindung der Individuen eine ebenso enge oder sogar noch engere als diejenige der durch Knospung aus einander

hervorgegangenen Blastozoide, wie z. B. ein Vergleich mit den in Fig. 523 und 524 abgebildeten jungen Diplosoma-Colonien erkennen lässt.

Uebrigens können auch junge benachbarte Colonien zur Concrescenz gelangen. Verschmelzungen solcher neben einander befindlichen und gegen einander vorwachsenden Colonien konnte auch BANCROFT (1903) bei Botryllus und Botrylloides wiederholt

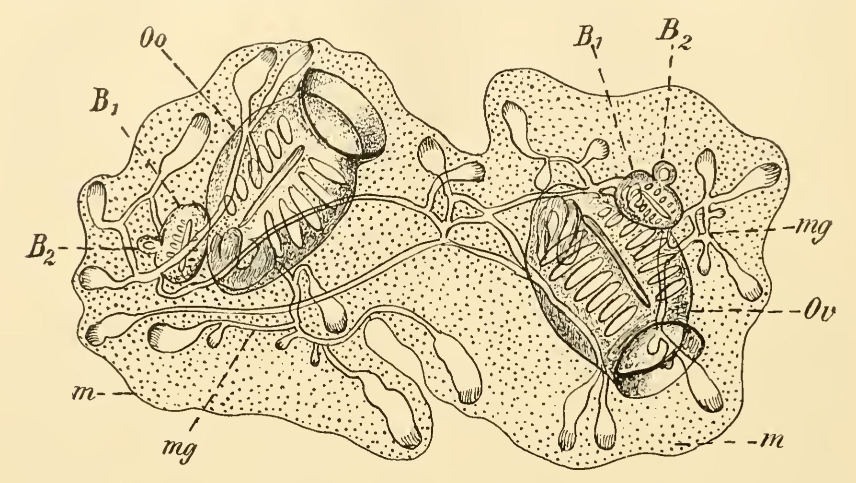


Fig. 540. Concrescenz zweier mit Knospen versehenen Oozoide von der Ventralseite gesehen. (Nach PIZON, 1900.)
An den Oozoiden (*Oo*) die Blastozoide B_1 u. B_2, und von ihnen ausgehend die Mantelgefässe (*mg*) mit ihren ampullenartigen Erweiterungen, *m* Cellulosemantel.

beobachten und dabei ebenfalls eine sehr enge Vereinigung der Gefässe feststellen, so dass die beiden mit einander verschmolzenen Colonien ein einziges System bilden. Die Concrescenz scheint sich, wie zu erwarten war, auf Angehörige derselben Art zu beschränken und auch bei solchen nicht immer, sondern nur unter gewissen Bedingungen stattzufinden (PIZON, BANCROFT).

F. Die weitere Ausbildung und Organentwicklung der Knospen.

Obwohl das Zustandekommen der Knospen und die Beziehungen zum Mutterthier in den einzelnen Abtheilungen der Ascidien recht verschiedene sind, so ist doch als übereinstimmend bei ihnen festzuhalten, dass sie alle aus einer dreischichtigen hohlen Anlage hervorgehen, deren als äusseres, mittleres und inneres Keimblatt aufzufassende Schichten im Ganzen auf die entsprechenden Blätter des Mutterthieres zurückzuführen sind (Fig. 510—512 u. 537, p. 712 u. 737). Das äussere Blatt rührt vom Hautepithel, das mittlere vom Mesenchym der Larve und das innere gewöhnlich vom Kiemendarm oder Epicardialrohr her.

Bei den Botrylliden soll das innere Blatt freilich vom Epithel des Peribranchialraums der Larve herstammen, und da dieses in der Embryonalentwicklung vom Ectoderm herrührt, so würde hier bereits eine Verschiedenheit zwischen dieser und der Knospenentwicklung bestehen, die man auf andere, freilich wenig befriedigende Weise auszugleichen gesucht hat (vgl. p. 714).

Von den drei Schichten der Knospe erfordert die innere unsere besondere Aufmerksamkeit, da von ihr weiterhin die Hauptthätigkeit entfaltet wird, während das Ectoderm sich ziemlich passiv verhält und in der Hauptsache nur das Hautepithel und den Cellulosemantel, sowie die Einsenkungen zur Bildung der Ingestions- und Egestionsöffnung liefert. Zwar ist von verschiedenen Forschern angegeben worden, dass auch das äussere Blatt in weitgehender Weise an der Knospenentwicklung betheiligt sei und z. B. bei den Botrylliden einen Theil des Mesenchyms und der Geschlechtsorgane (Pizon), sowie auch das Gehirn (Oka, Pizon, Garstang), bei den Distomiden sogar das ganze Nervenrohr (Salensky, Julin) zu liefern habe. Diese Angaben sind freilich nicht ohne Widerspruch geblieben, wie sich aus den auf die gleichen oder nahestehende Objecte bezüglichen Mittheilungen von Hjort, Ritter (Botrylliden), sowie von Hjort, Caullery und Bonnevie (Distomiden) ergiebt, wonach vor Allem (in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben von A. Kowalevsky) das Nervenrohr aus dem inneren Blatte hervorgeht.

Bezüglich des **äusseren Blattes** besteht also ein besonders auffälliger Unterschied zur Embryonalentwicklung, indem es bei dieser wichtige Organe wie das umfangreiche Nervensystem der Larve, deren Sinnesblase und Flimmergrube, sowie die Epithelwand des Peribranchialraums aus sich entstehen lässt, während diese Organe nach den sehr übereinstimmenden Angaben der meisten Autoren bei der Knospenentwicklung vom Entoderm herkommen.

Das **mittlere Knospenblatt** scheint in übereinstimmender Weise mit der Embryonalentwicklung die Bildung von Bindegewebe, Blutzellen, Zellen des Cellulosemantels, Musculatur und Geschlechtsorganen zu besorgen, wenn auch hinsichtlich der Herkunft der letzteren und wohl besonders der Keimzellen von mancher Seite auch das äussere und innere Blatt in Anspruch genommen werden (Pizon, Lefevre).

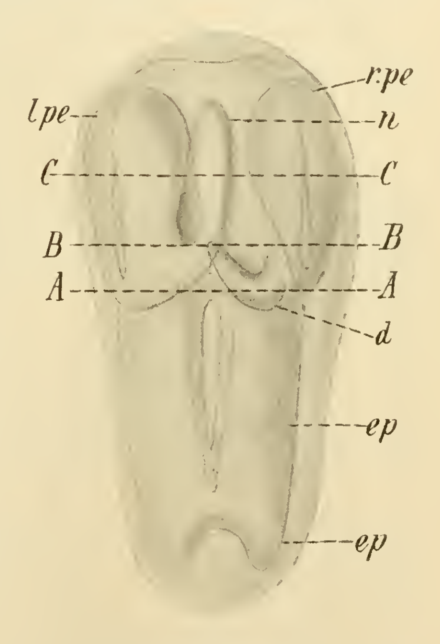


Fig. 541. Junge Knospe von Glossophorum sabulosum. (Nach Hjort, 1896.) *AA*, *BB*, *CC* Lage der in Fig. 542 dargestellten drei Schnitte. *d* Darmkanal, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 542 *A*—*C*.

Schon aus den für die einzelnen Formen der Ascidienknospung gemachten Angaben war zu ersehen, wie das **innere Blatt** bei den weiteren Entwicklungsvorgängen in der Knospe die Hauptrolle spielt. Das Anfangs nur kleine Entodermsäckchen nimmt an Umfang zu und an ihm treten die schon früher für die Botrylliden erwähnten paarigen Aussackungen auf (Fig. 541 u. 542 *A* u. *B*), die sich auch bei der nach anderem Typus verlaufenden Knospung, d. h. bei der

pylorischen, epicardialen, abdominalen und stolonialen Knospung, in ungefähr entsprechender Weise vorfinden. Man kann sich in dieser Beziehung noch immer an die alten von A. Kowalevsky gegebenen Bilder halten, durch welche dieses wichtige Verhalten (für Perophora und Distaplia) bekannt wurde (Fig. 544). Die beiden Ausstülpungen (Fig. 541—544), in denen man die Anlagen der **Peribranchialsäcke** vor sich hat, umwachsen den mittleren Theil des

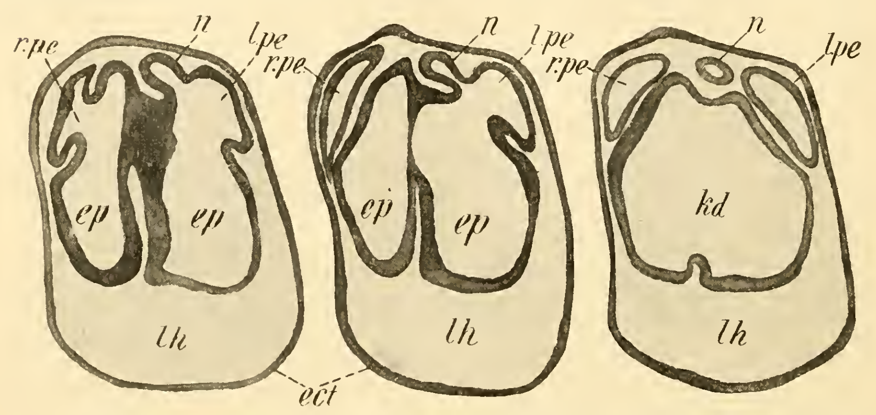


Fig. 542. Querschnitte durch die junge Knospe von Glossophorum sabulosum in der durch die drei punktirten Linien der Fig. 541 (*A, B, C*) angegebenen Lage. (Nach Hjort, 1896.)

ep Epicardium, *ect* Ectoderm (Hautepithel), *kd* Kiemendarm, *lh* primäre Leibeshöhle, *l.pe* linker Peribranchialsack, *n* Neuralrohr, *r.pe* rechter Peribranchialsack.

Entodermsäckchens, der in der Hauptsache die Anlage des Kiemendarms darstellt, indem sie von den Seiten her gegen die dorsale und ventrale Mittellinie vordringen. Bei Distaplia wachsen sie an der Dorsalseite zipfelartig gegen einander vor (Fig. 544 *B*), um sich hier zur Bildung der unpaaren Cloake zu vereinigen, während sie an der Ventralseite getrennt bleiben (Fig. 542). Die

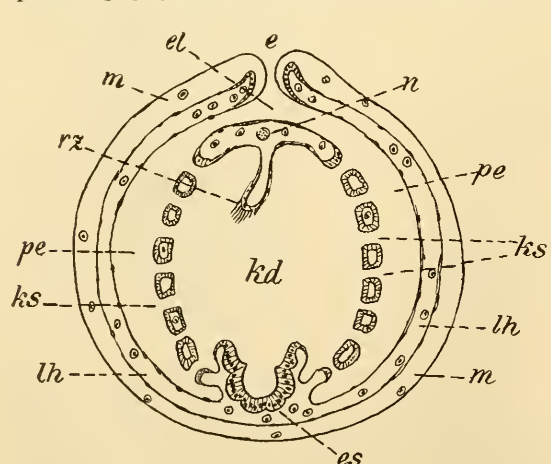


Fig. 543. Querschnitt durch eine junge Clavelina, schematisirt. (Nach Seeliger, 1897).

e Egestionsöffnung, *el* Cloake, *es* Endostyl, *kd* Kiemendarm, *ks* Kiemenspalten, *lh* Leibeshöhle, *m* Mantel, *n* dorsaler Nervenstrang, *pe* Peribranchialraum, *rz* Rückenzapfen des Kiemendarms.

Ausstülpungsöffnungen zwischen der Kiemendarmhöhle und den Peribranchialräumen scheinen sich zu schliessen, obwohl man vermuthen

könnte, dass hieraus die bleibenden Verbindungen zwischen Kiemendarm und Peribranchialhöhle, nämlich die beiden ersten Kiemenspalten hervorgingen, wie dies auch angegeben worden ist. Jedoch scheint es, als ob die ersten wie die späteren, in regelmässigen Reihen sich anordnenden Kiemenspalten durch eine nachträgliche Verlöthung des Peribranchial- und Kiemendarmepithels entständen. Die Ingestions- und Egestionsöffnungen kommen dadurch zu Stande, dass an der vorderen Partie der Knospe je eine Ectodermeinsenkung auftritt, die sich mit dem Kiemendarm bezw. mit der Cloake vereinigt (Fig. 543).

Gewisse Unterschiede, die hinsichtlich der Entwicklung der Peribranchialräume und der Cloake in den Angaben der Autoren bestehen und zum Theil auf ein verschiedenartiges Verhalten der einzelnen Formen zurückzuführen sind, kommen für unsere Zwecke weniger in Betracht. Besonders handelt es sich darum, ob die beiden Säcke im Zusammenhang zur Ablösung vom Kiemendarm kommen, so dass sie Anfangs einen gemeinsamen Raum bilden, dessen mittlere dorsale Partie sich dann als Cloake von den nunmehr zur Differenzirung gelangenden Peribranchialräumen absetzt, oder ob sie von vornherein getrennt sind, wie dies oben geschildert wurde. Nach den von Kowalevsky, Seeliger, Van Beneden und Julin, Hjort, Ritter, Lefevre u. A. gegebenen Darstellungen ist anzunehmen, dass der Vorgang sich auf die eine wie andere Weise vollziehen kann, wobei es sich nur um ein zeitlich verschiedenes Auftreten der betreffenden Bildungsvorgänge, nicht aber um grundsätzliche Verschiedenheiten handelt, so dass in dieser Beziehung auf die eigenen Untersuchungen der genannten Autoren verwiesen sei.

Bei der Entstehung des Peribranchialraums in der Knospe ist als besonders bedeutungsvoll nochmals hervorzuheben, dass seine Wandung aus dem im Allgemeinen als Entoderm angesprochenen inneren Knospenblatt hervorgeht, wobei dessen oben erwähnte, für die Botrylliden angegebene Herkunft aus dem ectodermalen Peribranchialepithel des Oozoids unberücksichtigt bleiben kann, zumal es sonst vom Kiemendarm geliefert wird, also thatsächlich vom inneren Blatt des Oozoids herrührt. Peribranchialraum und Cloake zeigen also in der Knospe eine von der Embryonalentwicklung ganz abweichende Entstehung, insofern sie bei der Embryonalentwicklung aus Ectodermeinstülpungen hervorgehen, worauf schon bei Besprechung der einzelnen Abtheilungen hingewiesen werden musste.

An der Ventralwand des Kiemendarms gelangt in Form einer Verdickung und leichten rinnenartigen Einsenkung der **Endostyl** zur Ausbildung, was nicht immer ganz in der ventralen Mittellinie geschieht, aber doch in Folge der nachträglichen Verlagerung zu einer symmetrischen Anordnung führt (Fig. 543). Zu gleicher Zeit mit der Abfaltung der Peribranchialsäcke trat am Hinterende des Entodermsäckchens eine unpaare zapfenförmige Aussackung auf, die Anlage des **Verdauungstractus** (Fig. 544 *A*). Indem sie sich (nach der linken Seite) krümmt, wird sie zur Darmschlinge, an der später die Sonderung der einzelnen Abschnitte zum Oesophagus, Magen und Darm, sowie die Ausstülpung des Divertikels der Pylorusdrüse (der sog. darmumspinnenden Drüse) vor sich geht (Fig. 544 *B* u. 545). Schliess-

lich legt sich das blinde Ende der Darmschlinge an die Cloakenwand, worauf der Durchbruch in diese erfolgt.

Ausser der Bildung der Peribranchialräume ist, wie schon vorher erwähnt, diejenige des **Centralnervensystems** (im Hinblick auf seine ectodermale Entstehung in der Embryonalentwicklung) von ganz besonderem Interesse. Wenn auch die zu seiner Entwicklung führenden Vorgänge eine recht verschiedene Deutung erfahren haben, so ist doch für eine Reihe recht differenter Formen (Distaplia, Botryllus, Amaroecium, Perophora) die Herkunft des ganzen oder eines Theils des Nervenrohrs vom Entodermsäckchen wiederholt und so bestimmt angegeben worden, dass diese Angaben volle Beachtung verdienen. KOWALEVSKY liess das Nervensystem in Gestalt einer Rinne, die sich zum Rohr schliesst, in der dorsalen Mittellinie des Kiemendarms entstehen, wobei es sich nicht völlig von diesem absetzt, sondern am Vorderende durch die Flimmergrube in die Kiemen-

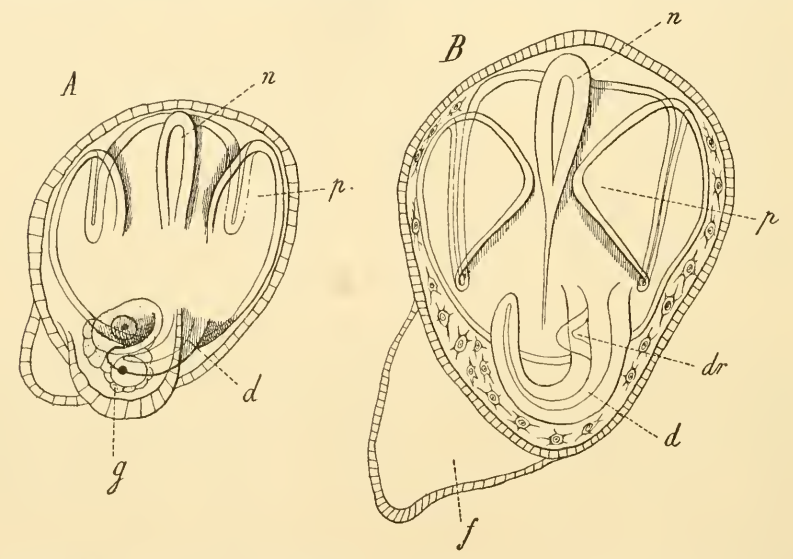


Fig. 544. Zwei Entwicklungsstadien der Knospen von Distaplia. (Nach A. KOWALEVSKY, 1874.)
d Darmkanal, *dr* Drüsenausstülpung am Pylorustheil des Magens, *f* der sogenannte Stolofortsatz, *g* Genitalorgane, *n* Nervenrohr, *p* Peribranchialsäcke.

höhle mündet (Fig. 544 *A* u. *B*, 545 u. 542). Das Ganglion entsteht durch Verdickung und Wucherung der Dorsalrohrwandung, worin dessen übriger Theil mit dem weiteren Wachsthum der Knospe wohl einbezogen wird, wenn er nicht verödet. Uebrigens scheint das Nervenrohr nicht nur eine vordere, sondern auch eine hintere Oeffnung in die Entodermhöhle (Peribranchialraum oder Cloake) ziemlich lange bewahren zu können, wie dies bei Botryllus beobachtet wurde (OKA, HJORT).

Nach den (von HJORT, BONNEVIE und CAULLERY) an Distomiden und Polycliniden gemachten Wahrnehmungen entsteht das Nervenrohr an der Dorsalseite des Kiemendarms in Form einer Ausstülpung (Fig. 542 *A* u. *B*), die sich nach vorn verlängert und ziemlich weit

nach vorn immer noch blind endigt (Fig. 541). Später schnürt sich das Dorsalrohr an seiner Ursprungsstelle vom Kiemendarm ab, womit die hintere Oeffnung also verloren geht, doch verbindet sich das Dorsalrohr dann am Vorderende wieder mit diesem und öffnet sich mit dem verdickten Vorderende als Flimmergrube in die Kiemendarmhöhle. Das Ganglion nimmt, wie schon erwähnt, durch eine Verdickung des Nervenrohrs seine Entstehung.

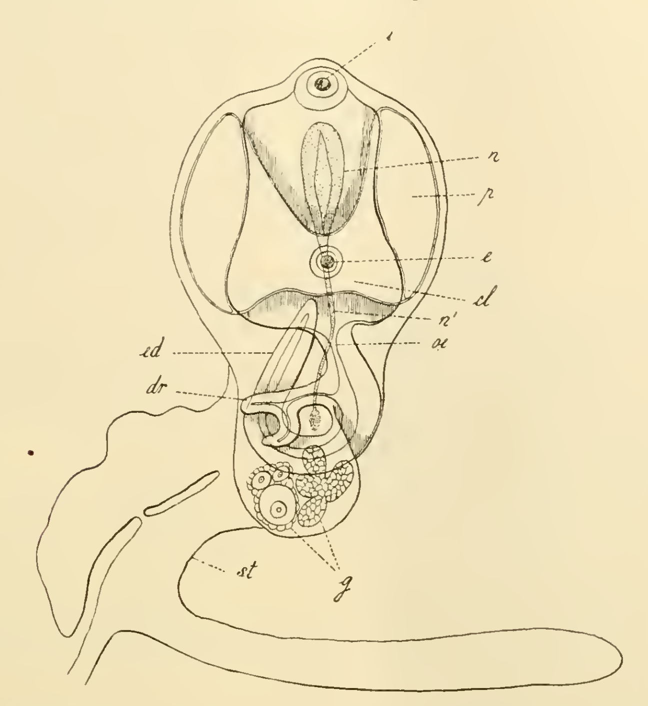


Fig. 545. Späteres Stadium der Knospenbildung von Distaplia. (Nach A. KOWALEVSKY, 1874.)

cl Cloake, *dr* Drüsenausstülpung, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *g* Genitalorgane, *i* Ingestionsöffnung, *n* Nervenrohr, *n'* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsack, *st* sogenannte Stoloausläufer.

Die hier hauptsächlich in Anlehnung an KOWALEVSKY's ursprünglicher Darstellung von Distaplia geschilderte **entodermale Entstehung des Nervenrohrs** ist von HJORT, BONNEVIE und CAULLERY für dieselbe Form bestätigt worden. OKA und HJORT stellten die gleiche Herkunft für die Botrylliden fest, und nach RITTER's Beobachtung an Goodsiria ist deren Nervenrohr ebenfalls entodermalen Ursprungs, wenn es sich auch bei dieser Form nicht ganz direct auf eine Einfaltung der Entodermblase zurückführen lässt. Ebenfalls etwas modificirt, aber entschieden entodermaler Natur, ist die Bildung des Neuralrohrs bei den Polycliniden (Amaroecium, Circinalium, Glossophorum) nach den Untersuchungen von KOWALEVSKY, HJORT und CAULLERY, denen sich auch diejenigen von PIZON anschliessen, nur dass er dem Dorsalrohr eine andere Bedeutung zuschreibt.

Die entodermale Herkunft des Dorsalrohrs vermochte SEELIGER insofern nicht für ganz unbedingt sicher oder doch nicht für alle Fälle

geltend zu halten, als er bei Clavellina nur den vordersten ausgehöhlten Theil auf eine Entodermausstülpung zurückführen konnte, das Uebrige jedoch eher für mesodermalen Ursprungs ansehen musste. Bei Perophora soll nun in der That das Dorsalrohr aus einem soliden Zellenstrang hervorgehen, dessen Entstehung auf die Zusammenlagerung der vorher verstreuten Mesenchymzellen zurückzuführen wäre (Lefevre, 1898).

Damit nun aber eine dritte Möglichkeit für die Entstehung des Dorsalrohrs nicht fehlt, ist es auch vom Ectoderm hergeleitet worden, wie schon vorher erwähnt wurde (p. 713 u. 727). Bereits E. van Beneden und Julin hatten wenigstens für den hinteren Theil des Nervenrohrs bei der Knospung von Clavellina eine innige Verbindung zwischen Neuralrohr und äusserem Blatt angenommen (Fig. 547 *C—F*). Bei der Botrylliden-Knospung sollte das Gehirnganglion durch Zellwucherung des ectodermalen Epithels entstehen, und nach Salensky entwickelt sich auch bei Distaplia das Dorsalrohr schon sehr früh in Form einer Ectodermverdickung (Fig. 526, p. 728), was von Julin für Distaplia bestätigt, von Bonnevie hingegen in Abrede gestellt wird.

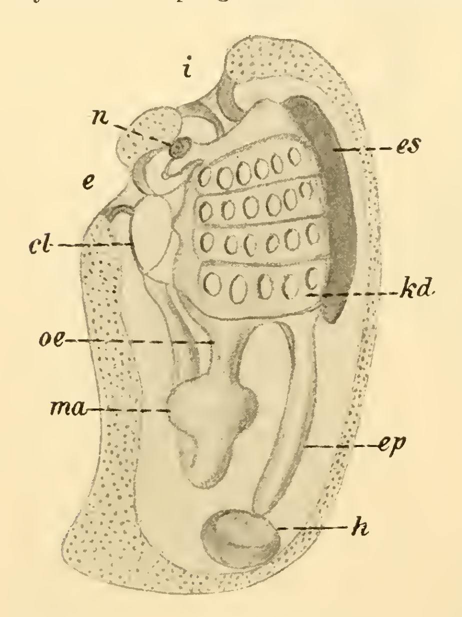


Fig. 546. Oozoid von Amaroecium roseum nach der Umwandlung der Larve. (Nach Hjort, 1896.)
cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialrohr, *es* Endostyl, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *ma* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus.

Im Ganzen gewinnt man aus diesen leider recht widersprechenden Angaben den Eindruck, dass die Herleitung des Neuralrohrs vom Entodermsäckchen die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat, abgesehen von den Verschiedenheiten, die bei den einzelnen Abtheilungen der Ascidien bestehen könnten.

Ausser den Peribranchialräumen und dem Centralnervensystem hat die Entodermblase noch zwei weitere, für die Ausbildung der Knospe sehr wichtige Gebilde, nämlich das **Epicardium und Pericardium,** zu liefern.

Das **Epicardium** musste schon mehrfach erwähnt werden, da es bei den Knospungsvorgängen verschiedener Ascidien eine wichtige Rolle zu spielen hat (vgl. p. 719, 727, 733 u. 738). Es entsteht am basalen Theil des Kiemendarms, ventral von der Mündung des Oesophagus, also zwischen dieser und dem Endostyl, als zapfenförmige, später röhrenförmige Ausstülpung. Als solche lernten wir das Epicardium bei Amaroecium kennen (Fig. 546). Es steht hier mit der Kiemendarmhöhle durch eine paarige Oeffnung in Verbindung; die Ausstül-

pung muss also eine doppelte gewesen sein, die jedoch das unpaare Rohr liefert (MAURICE und SCHULGIN, HJORT).

Dementsprechend liegen die Verhältnisse auch bei Clavellina, bei welcher das Epicardialrohr ebenfalls durch einen zweifachen Porus in den Kiemendarm mündet. Dies gilt zunächst für die Larve, während in der Knospe Epicardial- und Kiemendarmhöhle Anfangs durch eine weite Oeffnung communiciren, die aber später durch eine mediane Scheidewand überbrückt wird, so dass dann abermals zwei engere Verbindungswege zwischen Epicard und Kiemendarm bestehen (Fig. 547 *A*).

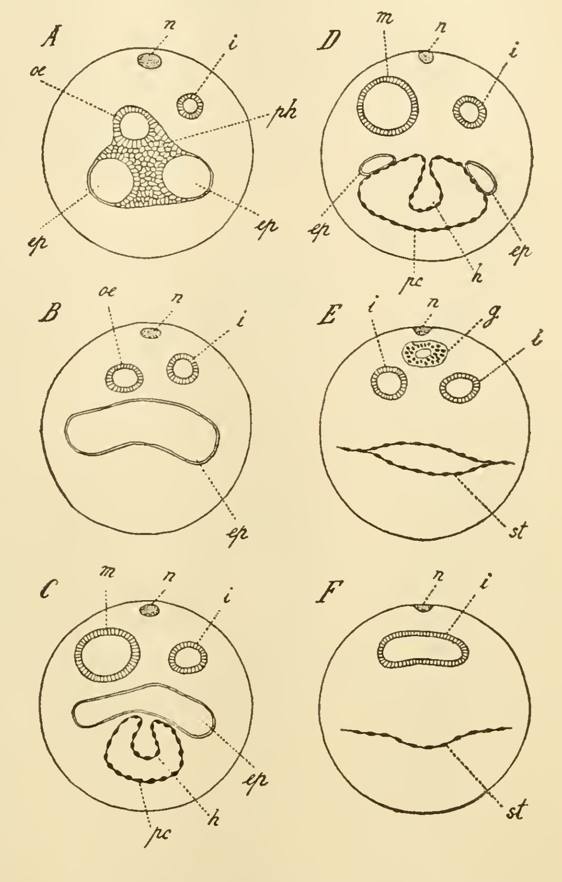


Fig. 547. Querschnitte durch den hinteren Körpertheil einer Knospe von Clavellina. (Nach VAN BENEDEN und JULIN, 1887.)

ep Epicardialrohr, *g* Genitalsäckchen, *h* Herz, *i* Intestinum *m* Magen, *n* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *pc* Pericardialsack, *ph* Hinterwand des Pharynx (Kiemendarmes) mit der Einmündung des Oesophagus und den paarigen Mündungen des Epicardialrohrs, *st* Stoloscheidewand.

Das blinde Ende des Epicardialschlauchs gabelt sich später und hier soll eine Verbindung mit dem Pericardium in Form eines Spaltenpaares vorhanden sein (E. VAN BENEDEN und JULIN), was freilich nach anderen Angaben nicht so unbedingt sicher wäre (SEELIGER, RITTER, LEFEVRE). Ueberhaupt bestehen hinsichtlich der Entwicklung von **Herz und Pericard** zwischen den genannten und früheren Autoren ziemlich weitgehende Differenzen, auf die einzugehen hier viel zu weit führen würde. Abgesehen davon, dass für den Zellencomplex, welcher bei Perophora die Anlage des Pericardial-Herzschlauches darstellt, von LEFEVRE eine mesodermale Herkunft vermuthet wurde, stimmen die Angaben der Autoren doch im Allgemeinen darin überein, dass Herz und Pericard entodermalen Ursprungs sind, wenn auch über die Beziehungen zur primären Entodermblase recht verschiedene Meinungen geäussert wurden. So glaubte SEELIGER bei Clavellina das Herz von einer Ausstülpung der Entodermblase herleiten zu dürfen, nach VAN BENEDEN und JULIN hingegen stände der Pericardialschlauch

der Knospe mit dem in ihrem Stiel gelegenen Entoderm und also mit dem Stoloseptum in Verbindung, aus welchem er demnach herzuleiten wäre. Wir haben bereits früher mehrere Bilder einer Querschnittserie wiedergegeben, welche dieses Verhalten erläutern sollten, und können auch jetzt noch wieder darauf zurückgreifen (Fig. 547 *A—F*). Danach würde die Stoloscheidewand direct in den Pericardialschlauch übergehen (Fig. 547 *F*, *E*, *D*) und der Herzschlauch entsteht in Folge einer dorsalen Einfaltung des Pericardialschlauchs (Fig. 547 *D*, *C*). Diese Darstellung lässt ausserdem die nahen Lagebeziehungen zwischen dem Pericardial- und Epicardialschlauch erkennen, dessen Enden sich dem ersteren dorsal dicht anschmiegen (Fig. 547 *D*), wie auch seine Ausgestaltung zu einem grösstentheils unpaaren, an beiden Enden aber paarigen Schlauch daraus zu entnehmen ist (Fig. 547 *A—D*).

Diese Darstellung von der Entwicklung des Epicardiums und Pericardiums soll nur ungefähr die in Betracht kommenden Verhältnisse characterisiren, macht aber keinerlei Anspruch darauf, sie erschöpfend zu behandeln, da dies bei der schon erwähnten grossen Verschiedenheit der einander zum Theil direct widersprechenden Angaben hier unmöglich ist. Es kommt hinzu, dass die auf Knospung bezüglichen Angaben auch zu denen im Gegensatz stehen, welche für die betreffenden Vorgänge in der Embryonalentwicklung gemacht wurden, und dass diese jedenfalls zum Vergleich herangezogen werden müssen, wenn die ganze Darstellung von Werth sein soll. Ausser auf die schon früher im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs gegebene Zusammenfassung sei daher auf diejenige von SEELIGER (BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreiches, 1904 und 1905), sowie auf die speciellen Arbeiten von KOWALEVSKY, SEELIGER, MAURICE und SCHULGIN, VAN BENEDEN und JULIN, HJORT, JULIN, CAULLERY, RITTER, LEFEVRE u. A. verwiesen.

Die **Geschlechtsorgane** entstehen aus dem Mesoderm der Knospe, wie schon aus den Angaben der älteren Autoren (KOWALEVSKY, VAN BENEDEN und JULIN) hervorgeht und durch die späteren Be-

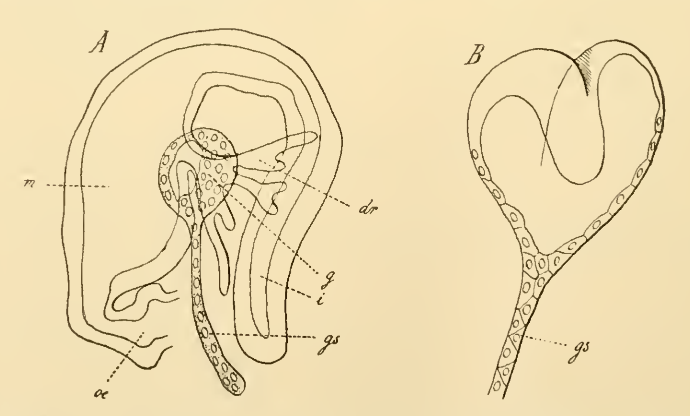


Fig. 548. *A* Dorsalansicht der Darmschleife in der Knospe von Perophora Listeri mit der Anlage der Genitalorgane. *B* etwas älteres Genitalsäckchen mit Genitalstrang. (Nach VAN BENEDEN und JULIN, 1887.)
dr darmumspinnende Drüse, *g* Genitalsäckchen, *gs* Genitalstrang, *i* Intestinum, *m* Magen, *oe* Oesophagus.

obachtungen bestätigt wird (PIZON, LEFEVRE, SEELIGER). Durch Zusammenhäufen der in der Leibeshöhle verstreuten Mesenchymzellen wird ein Strang gebildet, welcher bei Clavellina dorsal in der Medianlinie, dicht unter dem Neuralrohr, gelagert ist und sich später aushöhlt (Fig. 547 *E*). Die ihn zusammensetzenden Zellen brauchen von den Mesenchymzellen noch nicht wesentlich verschieden zu sein, aber andererseits können sich die Keimzellen bereits sehr früh in der Knospe differenziren und unregelmässig verstreut oder zu Gruppen vereinigt in deren Leibeshöhle liegen (Fig. 510 u. 511, p. 712). Sie können dann ohne Weiteres in die folgende Knospengeneration übergehen, wie dies schon früher von den Botrylliden und Distomiden mitgetheilt wurde (vgl. p. 717).

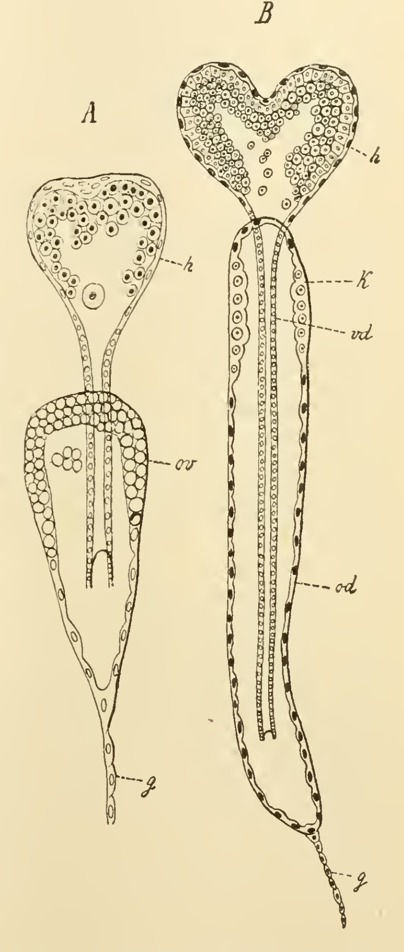


Fig. 549. Zwei spätere Stadien der Genitalentwicklung in der Knospe von Perophora Listeri. (Nach VAN BENEDEN und JULIN, 1887.)
g Genitalstrang, *h* Anlage des Hodens, *k* Keimlager des Ovariums, *od* Oviduct, *ov* Ovarium, *vd* Vas deferens.

Die weitere Ausbildung des Genitalapparates lässt sich in besonders instructiver Weise bei Clavellina und Perophora verfolgen, bei welchen Formen sie von KOWALEVSKY, SEELIGER, VAN BENEDEN-JULIN und LEFEVRE eingehend untersucht wurde. Die Genitalanlage liegt als unpaare Zellenmasse dorsal vom Darm ungefähr an der Stelle, an welcher die „darmumspinnende Drüse" in diesen einmündet. Der solide Zellenhaufen höhlt sich aus und die Wand dieses Bläschens verlängert sich in einen dünnen Zellenstrang, der sich bis zur Cloake fortsetzt (Fig. 548). Damit ist die Anlage der Keimdrüsen und des Ausführungsganges gegeben, denn aus dem primären Genitalbläschen gehen in Folge einer später eintretenden Spaltung (Fig. 458 *B*) beide Keimdrüsen (Hoden und Ovarium) hervor, von denen aus sich die entsprechenden Ausführungsgänge bilden (VAN BENEDEN und JULIN, SEELIGER). Der mehr ventral gelegene Abschnitt geht in der Entwicklung voraus und wird zu einem flaschenförmigen Bläschen, dem Hoden, dessen nunmehr ausgehöhlter Ausführungsgang zunächst noch in den anderen Abschnitt, der Anlage von Ovarium und Oviduct, einmündet (Fig. 549 *A*). Letzterer kommt dadurch zu Stande, dass im weiblichen Keimschlauch am blinden Ende eine starke Zellwucherung und damit eine Abgrenzung des Ovariums

vom Eileiter erfolgt (Fig. 549), welcher sich unter Verwendung des ursprünglichen Genitalstranges bis zur Cloake verlängert und sich in diese öffnet. Auch die Verbindungsstelle mit dem männlichen Ausführungsgang ist in Folge dieser Wachsthumsvorgänge gegen die Cloake hin verschoben worden, so dass schliesslich auch das Vas deferens getrennt vom Eileiter in die Cloake mündet und beide Geschlechtsapparate nunmehr von einander unabhängig sind. Dass übrigens zuweilen zwischen den Samenbildungszellen des Hodens gelegentlich auch Eizellen gefunden werden, dürfte seine Erklärung in der gemeinsamen Anlage beider Keimdrüsen finden, bei welcher möglicher Weise eine Versprengung einzelner Zellen oder Zellencomplexe eintreten kann. Die weitere Ausbildung des Geschlechtsapparates, welche äusserlich in einer Verzweigung der Keimdrüsen und innerlich in der Differenzirung der verschiedenen Zellenelemente der Hoden und Ovarien besteht, soll an dieser Stelle nicht berührt werden, zumal einige dieser Vorgänge bereits im Allg. Theil dieses Buches (I. Bd., p. 321) behandelt werden mussten.

Nicht immer verläuft die Entwicklung des Genitalapparates in der hier geschilderten Weise, indem Form und Lagebeziehung der Keimdrüsen zu einander, wie die ihrer Ausführgänge, ziemlich verschiedenartig sein können. Ausserdem sind die beiderlei Keimdrüsen nicht immer auf einander angewiesen, sondern unter Umständen ziemlich unabhängig, worauf das früher erwähnte Verhalten der Botrylliden hinweist (Fig. 510 u. 511). In schon recht weit ausgebildetem Zustand können die Eier noch verstreut in der Leibeshöhle liegen, während die Anlage des Hodens erst wenig hervortritt und entweder in einem nur losen oder gar keinem rechten Zusammenhang mit der Ovarialanlage steht. Es liegen hier gewiss zum Theil durch den eigenartigen Knospungsverlauf abgeänderte Verhältnisse vor.

Embryonal- und Knospenentwicklung. Das Nächstliegende bei der Organentwicklung in der Knospe ist immer der Vergleich mit den entsprechenden Vorgängen im Embryo. Er wird von vornherein dadurch sehr erschwert, dass der Ausgangspunkt ein anderer ist und der Larvenzustand bei der Knospung ganz wegfällt. Uebereinstimmend sahen wir die Knospenentwicklung der Ascidien von einer dreiblättrigen Anlage ausgehen, aber hier beginnt bereits die Schwierigkeit, indem diese drei Schichten verschiedenen Ursprungs sind und vom Standpunkte der Keimblätterlehre sich nicht ohne Weiteres vergleichen lassen, wenigstens nicht durchgehends. Das äussere und mittlere Blatt der dreischichtigen Knospenanlage kommen hierbei nicht in Betracht, da sie von den entsprechenden Schichten des Mutterthiers, d. h. von dessen ectodermalem Hautepithel und Mesenchym herrühren. Zwar stammt auch das innere Blatt zumeist aus dem entodermalen Epithel (des Epicardialschlauchs, Stoloseptums oder anderer innerer Organe), aber bei der pallealen Knospung der Botrylliden sahen wir es aus dem peribranchialen Epithel des Oozoids, d. h. aus einer in der Embryonalentwicklung ectodermalen Bildung, hervorgehen. Im Sinne der Keimblätterlehre ist also in beiden Fällen der Ausgangspunkt ein verschiedener, und doch entwickelt sich ganz unabhängig davon das innere Blatt in ziemlich übereinstimmender Weise weiter,

indem es ungefähr die gleichen Organe liefert, die also im einen Falle entodermalen, im anderen Falle ectodermalen Ursprungs wären.

Bezüglich der Organentwicklung selbst musste bereits am Eingang dieses Abschnittes darauf hingewiesen werden, dass solche Organe wie die Peribranchialsäcke und das Neuralrohr, welche in der Embryonalentwicklung aus dem Ectoderm hervorgehen, bei der Knospenentwicklung entodermaler Herkunft sind. Dass diese Verschiedenheiten in Wirklichkeit bestehen, kann nach den im Vorhergehenden besprochenen Untersuchungen der betreffenden Autoren nicht zweifelhaft sein. Also blieb nicht viel anderes übrig, als zuzugeben, dass die für die Embryonalentwicklung geltende Keimblätterlehre für die Knospung nur im beschränkten Umfang Geltung hat und dass verschiedene Thatsachen der Knospenentwicklung ihr direct widersprechen. Die kurzen Andeutungen müssen hier genügen, doch wird auf diese wichtigen und interessanten Verhältnisse noch zurückzukommen sein (vgl. p. 780, 809 u. 852).

2. Pyrosomen.

Bei den Pyrosomen reicht die Bildung neuer Individuen (auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung) so weit in die Embryonalentwicklung zurück, dass sie bei deren Betrachtung nicht ausser Acht gelassen werden kann und dementsprechend bereits in unserer Darstellung des Speciellen Theils eine eingehende Berücksichtigung finden musste (p. 1315—1333 u. p. 1389—1398, Spec. Theil dieses Lehrbuchs). Obwohl seither auch die Embryonalentwicklung der Pyrosomen (durch die Untersuchungen von Korotneff, 1906) eine erneute Bearbeitung erfahren hat, so würde es viel zu weit führen, wenn wir darauf abermals genauer eingehen wollten, sondern wir möchten uns (unter ausdrücklichem Hinweis auf die frühere Darstellung) an dieser Stelle darauf beschränken, eine Uebersicht der für die Beurtheilung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Betracht kommenden Vorgänge zu geben und ihr die durch die neueren Untersuchungen kennen gelernten Thatsachen hinzuzufügen.

A. Die Entstehung der tetrazoiden Colonie aus dem Oozoid.

Wenn die Embryonalentwicklung noch keine weiten Fortschritte gemacht hat und das aus dem Ei hervorgehende Individuum (Primärindividuum, Cyathozoid nach Huxley), das man in Uebereinstimmung mit dem für die Ascidien gebräuchlichen Ausdruck besser als Oozoid bezeichnet, noch ziemlich unentwickelt ist, tritt an ihm doch bereits die Anlage neuer Individuen deutlich hervor. Dies geschieht in Form einer zapfenförmigen Verlängerung bezw. Aussackung am hinteren Ende der Keimscheibe, als welche sich das Oozoid in Folge der bei den Pyrosomen bestehenden discoidalen Furchung auf der Dottermasse das Ei zunächst angelegt hatte (Fig. 550 *A* u. *B*). Der hintere, von der Eioberfläche abgehobene Theil der Keimscheibe verlängert sich und wird dadurch zu einem Stolo-artigen Anhang, der alsbald durch Querfurchen eine Abtheilung in vier, von der Basis nach der Spitze zu kleiner werdende Abschnitte erfährt, die Anlagen der vier ersten Ascidiozoide (Fig. 551 *A*).

Bis dahin zeigt der Stolo einen sehr einfachen Bau, indem er sich im Wesentlichen nur aus den Fortsetzungen der Organanlagen

des Oozoids zusammensetzt (Fig. 550 u. 551). Dies gilt für das Ectoderm wie für den Darm und die Endostylfalte und ebensowohl für die Peribranchialröhren und das Pericardialrohr, die alle continuirlich aus der Keimscheibe (dem Oozoid) in die Zoidenkette des Stolo übergehen, während sich allerdings das Centralnervensystem der Zoide getrennt anlegen soll (Salensky).

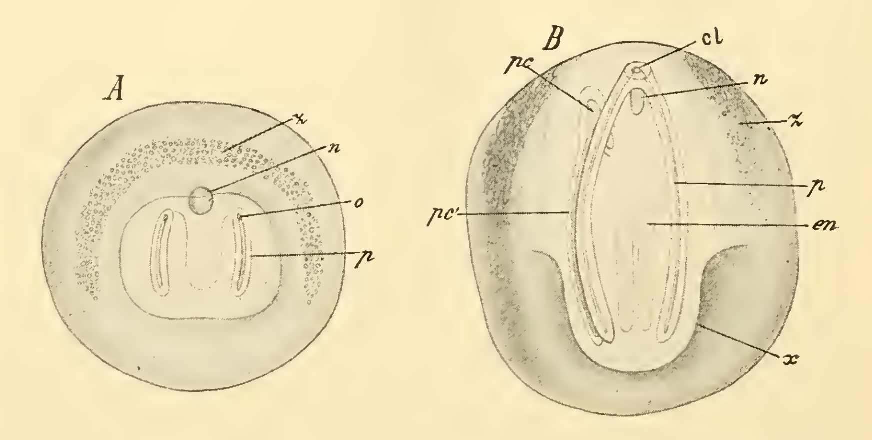


Fig. 550. Zwei Embryonen von Pyrosoma. (Nach A. Kowalevsky, 1875.)
cl Cloakenöffnung, *en* Endostylfalten, *n* Nervensystem, *o* Mündung der Peribranchialröhren, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *pc'* hintere röhrenförmige Fortsetzung des Pericardialsäckchens, *x* hinterer von der Eioberflöche abgehobener Theil der Keimscheibe (Anlage des Stolo), *z* „Zellenzone" der Keimscheibe.

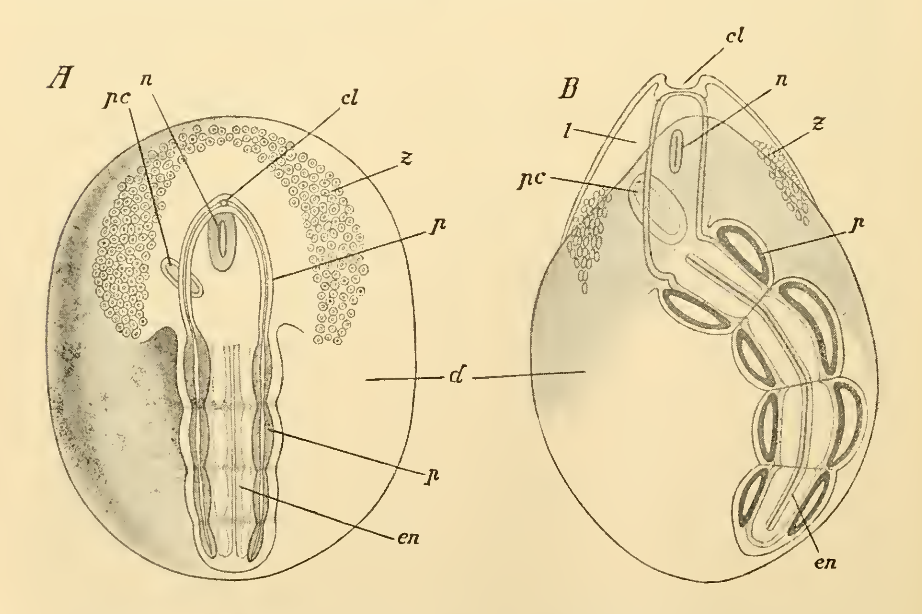


Fig. 551. Zwei spätere Entwicklungsstadien des Pyrosomenembryos, an denen sich das Oozoid vom Nahrungsdotter abhebt. (Nach Kowalevsky, 1875.)
d Nahrungsdotter, *l* Leibeshöhle des Oozoids, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 550.

Der Anfangs gestreckt und symmetrisch in der Mediane gelegene Stolo krümmt sich mit fortschreitendem Längenwachsthum und lagert sich schräg, später fast quer gegen den Körper des Oozoids (Fig. 551 u. 552), den die Zoide schliesslich ringförmig umgeben, wenn sie grösser geworden sind und das Oozoid an Umfang abgenommen hat (Fig. 554). Dieses letztere, welches bisher in der Entwicklung noch zurück war (Fig. 551), erlangt nun allmählich die weitere Ausbildung seiner Organe, doch wird diese im Ganzen keine sehr hohe, vielmehr bleibt sein Bau gegenüber demjenigen der Zoide ein recht einfacher (Fig. 551 u. 552). Dies erklärt sich daraus, dass dem Oozoid allein die Function zukommt, die vier ersten Zoide aus sich hervorgehen lassen. Wenn dies geschehen ist und die Zoide die nöthige Ausbildung erreicht haben, beginnt sich das Oozoid zurückzubilden. Die einzelnen Organe unterliegen einer Degeneration; die vorher recht umfangreiche

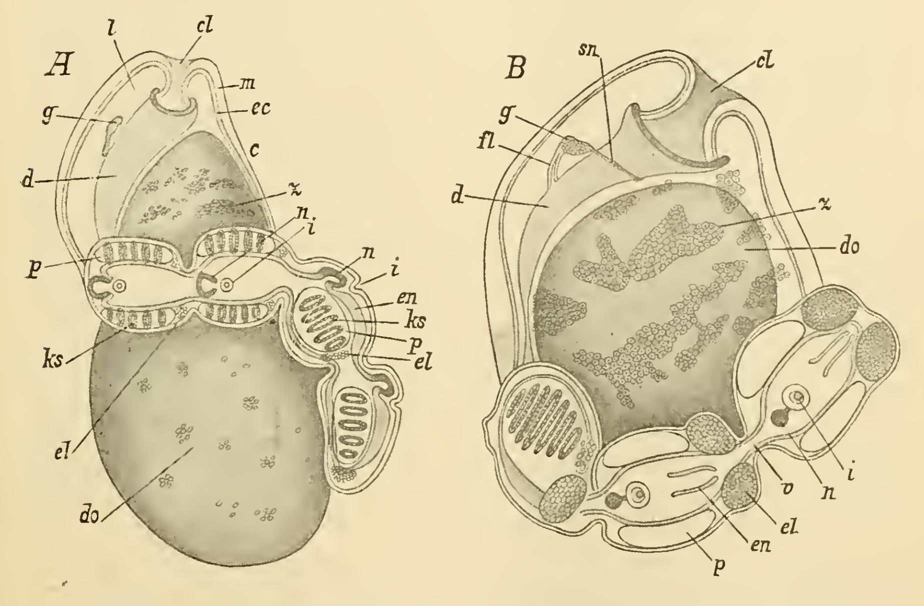


Fig. 552. Zwei Entwicklungsstadien der Vierercolonie von Pyrosoma. In *A* ist der Nahrungsdotter (*do*) theilweise, in *B* vollständig umwachsen und in die Leibeshöhle des Oozoids aufgenommen. (Nach Kowalevsky, 1875.)

c Cyathozoid (Oozoid), *cl* Cloakenöffnung, *d* Darmkanal des Oozoids, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Endostyl der Ascidiozoide, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion des Oozoids, *i* Ingestionsöffnung der Ascidiozoide, *ks* Kiemenspalten, *l* Leibeshöhle des Oozoids, *m* Cellulosemantel, *n* Nervensystem der Zoide, *p* Peribranchialhöhle, *sn* Seitennerven, *v* entodermaler Verbindungskanal zwischen zwei benachbarten Zoiden, *z* Reste der Zellenzone.

Cloakenöffnung schliesst sich, und zwischen den heranwachsenden Individuen der tetrazoiden Colonie ist das Oozoid schliesslich nur noch als ein rundlicher Körper zu erkennen, der am Ende ganz verschwindet. Dies sind also ähnliche Vorgänge, wie wir sie bereits von verschiedenen Synascidien (Botrylliden, Didemniden und Distomiden) zu schildern hatten, bei denen ebenfalls das Oozoid zu Grunde geht oder spätere Generationen (von Blastozoiden) diesem Schicksal folgen, nur dass

bei den Pyrosomen das Oozoid noch mehr auf die blosse Erzeugung einer bestimmten Anzahl von Zoiden eingerichtet ist.

Bezüglich der Auffassung der Organisation des Oozoids und seiner Beziehungen zur Colonie bestehen gewisse Differenzen, auf die wir jedoch an dieser Stelle nicht eingehen möchten, sondern bezüglich deren wir auf das füher (im Speciellen Theil) Gesagte verweisen dürfen, was übrigens zum Theil auch für das hier Folgende, auf die Ausbildung der Zoide Bezügliche gilt.

Der Uebergang des Stolo aus einer längsgerichteten in eine quere Stellung wurde bereits erwähnt, doch ändert nicht nur der ganze Stolo seine Lage, sondern dies ist auch bezüglich der einzelnen Zoide der Fall. Ursprünglich der Länge nach hinter einander gelagert, stellen sie sich mit der fortschreitenden Verlagerung des Stolo schliesslich parallel zur Längsaxe des Oozoids ein (Fig. 553 u. 554). womit der Stolo selbst einen zickzackförmigen Verlauf erhält, indem die dünn ausgezogenen Verbindungsbrücken zwischen den Zoiden von dem Hinterende des vorhergehenden schräg zu dem Vorderende des nachfolgenden Zoids aufsteigen.

Diese Vorgänge spielten sich innerhalb des mütterlichen Körpers ab, denn das von der Genitalanlage der Ascidiozoide hervorgebrachte einzige Ei kommt unter theilweisen Verbrauch der zelligen Elemente der Genitalanlage zur Ausbildung und Entwicklung. Zellschichten des mütterlichen Körpers bilden eine schützende Hülle um den Embryo, der dann wie in einem Brutsack liegt. Aus diesem rückt die junge Colonie mit der fortschreitenden Entwicklung der vier Ascidiozoide und der allmählichen Rückbildung des Oozoids in die Cloake hinein und gelangt von hier nach aussen. Sie ist bereits von einem sehr umfangreichen Cellulosemantel umgeben, mit dessen Abscheidung das Oozoid schon sehr früh begonnen hatte und in welchen die vier primären Zoide aufgenommen wurden. Als derartige Vierercolonie kommt das Stöckchen zur Welt und nach den von Chun gemachten Wahrnehmungen versinkt es alsbald in grössere Meerestiefen, um dort so lange zu verweilen, bis es als individuenreiche Colonie wieder an die Oberfläche gelangt.

Ausser den älteren Untersuchungen von Huxley (1860) geht die Kenntniss der früheren und späteren Entwicklungsvorgänge, d. h. der Ausbildung des Oozoids, der tetrazoiden Colonie und der weiterhin erzeugten Individuen der Pyrosomencolonie auf die Befunde von A. Kowalewsky, Joliet, Salensky, Seeliger und Korotneff zurück, wozu ganz neuerdings Angaben von G. Neumann über die Stockbildung hinzukommen.

B. Die tetrazoide Colonie.

Dass die vier primären Ascidiozoide zuerst in engster Beziehung mit dem Oozoid stehen und ihre Organe als directe Fortsetzung derjenigen des letzteren erscheinen, wurde schon früher erwähnt (Fig. 551 *A* u. *B*), und zwar enthält die Zoidenkette von Anfang an drei parallele Röhren, nämlich das mittlere Darmrohr und die beiden seitlichen Peribranchialröhren. Mit den zwischen den einzelnen Zoiden auftretenden Einschnürungen werden auch die Organanlagen in die betreffenden Abschnitte zerlegt, wobei die Peribranchialröhren vorangehen und zu den in jedem Zoid gelegenen beiden Peribranchial-

säcken werden (Fig. 551 *A* u.. *B*). Das Darmrohr hingegen bleibt länger als verbindender Schlauch zwischen den einzelnen Individuen erhalten (Fig. 551 u. 552 *A* u. *B*) und schwindet erst dann an den Verbindungsstellen, wenn die Zoide zur vollständigen Ausbildung und Trennung gelangen. Uebrigens handelt es sich nicht einmal um ein restloses Schwinden, sondern ein Theil dieses Verbindungsstückes hat späterhin bei den weiteren Knospungsvorgängen eine wichtige Rolle zu spielen, worauf noch zurückzukommen sein wird (p. 764).

Indem es die mit dem Endostyl versehene Darmpartie war, welche das Darmrohr der vier Blastozoide lieferte (Fig. 550 u. 552), zieht sich auch der Endostyl durch diese hindurch, doch bleibt nicht die ganze Endostylanlage in ihnen erhalten, sondern in jedem Individuum nur deren hinterer Abschnitt (Fig. 551 u. 552). Das Darmrohr der Blastozoide geht zunächst und der Hauptsache nach in die Bildung des Kiemendarms über, während sich der eigentliche Darmkanal später in Form eines kurzen Divertikels von ihm abgliedert. Vorher aber kommt es zu einer innigen Verbindung zwischen dem Darmrohr und den beiden Peribranchialsäcken, indem an dem ersteren in regelmässiger Anordnung kleine Ausstülpungen von Anfangs fast quadratischer, später länglicher Form auftreten, die mit der Wand der Peribranchialröhren verschmelzen und dann als Kiemenspalten zum Durchbruch gelangen (Fig. 552 u. 553). Zuerst soll die vorderste Kiemenspalte gebildet werden und die anderen folgen dieser nach hinten zu; aus der länglichen gehen sie bald in die für Pyrosoma characteristische gestreckte Form über und zeigen dabei immer eine auf die Richtung des Endostyls senkrechte Stellung (Fig. 552—554).

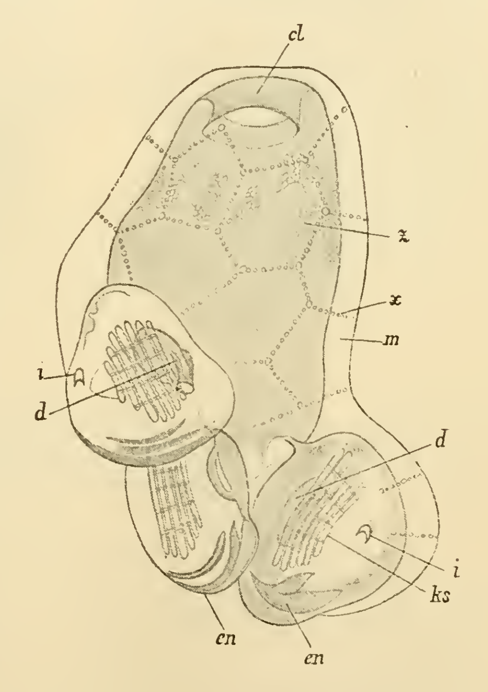


Fig. 553. Späteres Stadium der Vierercolonie von Pyrosoma. Der Nahrungsdotter ist grösstentheils resorbirt. Die Ascidiozoide werden vom Cellulosemantel umwachsen. (Nach SALENSKY, 1892.)
x Zellenlamellen des Cellulosemantels, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 552.

Eine vor dem Vorderende des Endostyls aufstrebende Ectodermeinstülpung verschmilzt am Grunde mit der Wand des Kiemendarms und liefert dadurch die Ingestionsöffnung (Fig. 552). Die Egestionsöffnung und die Cloake kommen erst später zur Ausbildung, und zwar entsteht die letztere dadurch, dass die Peribranchialsäcke mit der Grössenzunahme und vermehrten Kiemenspaltenbildung je ein Divertikel an die untere Fläche des Blastozoids entsenden,

worauf durch Verschmelzung der beiden Divertikel die Cloakenhöhle zu Stande kommt. Was übrigens die gemeinsame Cloakenhöhle des Pyrosomenstockes anbetrifft, so ist sie nach SALENSKY's Beobachtung nicht auf die Cloake des Oozoids zurückzuführen, wie KOWALEVSKY annahm; vielmehr soll das Oozoid zu Grunde gehen, so dass die gemeinsame Cloake als eine später auftretende Neubildung entsteht. Mit der Cloake des Einzelthieres tritt ebenfalls erst später der bis dahin blind endende Schenkel der hufeisenförmig gebogenen Darmschleife in Verbindung, deren Entstehung als Divertikel des Kiemendarms bereits oben erwähnt wurde. Dieser hintere Schenkel liefert den Enddarm, während aus dem vorderen Theil der Magen und Oesophagus hervorgeht.

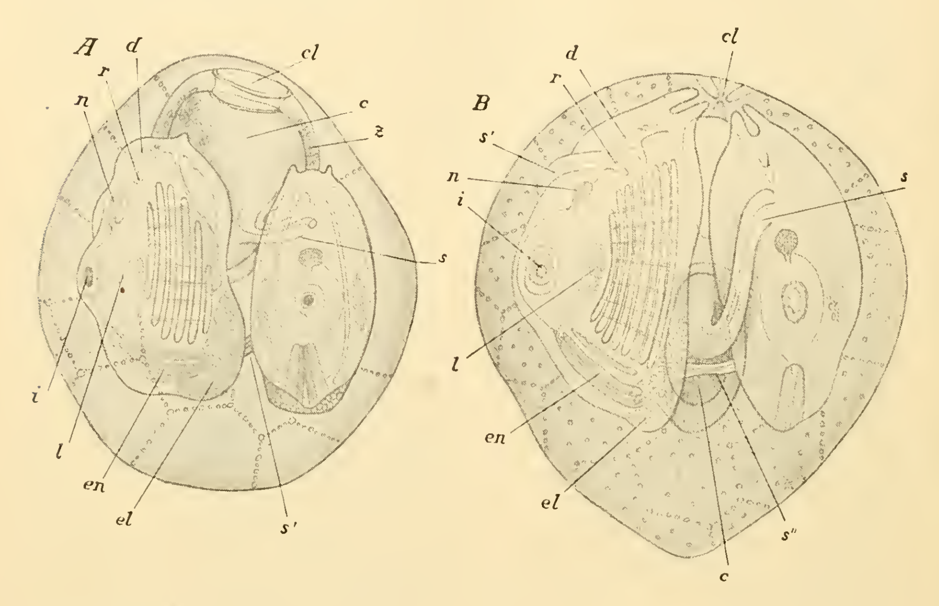


Fig. 554. Zwei spätere Stadien der Vierercolonie von Pyrosoma. (Nach SALENSKY, 1875.)
d dorsaler länglicher Zellenhaufen, *l* linsenförmiger Zellenhaufen, *r* Rückenzapfen, *s* Verbindungsstrang zwischem dem Oozoid und ersten Ascidiozoid, *s'* und *s''* Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Ascidiozoiden, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 552.

Wie beim Oozoid, so entsteht auch bei den Blastozoiden von Pyrosoma das Centralnervensystem in Form einer Ectodermeinstülpung, die im vorderen Theil des Körpers neben der Ingestionsöffnung gelegen ist (Fig. 552 *A* u. Fig. 555 *C*). Die Einsenkung schnürt sich ab und stellt nun eine geschlossene Blase dar, die später eine dreieckige Gestalt annimmt und aus deren vorderem erweiterten Theil hauptsächlich das Ganglion hervorgeht (Fig. 555 *A*). Ausserdem zieht sich diese Partie in zwei nach vorn gerichtete seitliche Zipfel aus, die später lang auswachsen und den Darmkanal als sog. Seitennerven umgreifen. Der hintere, gegen die Ingestionsöffnung gerichtete Theil der Nervenanlage verbindet sich mit der Wand des Kiemendarmes, worauf an dieser Stelle ein Durchbruch und dadurch die Anlage der Flimmergrube erfolgt (Fig. 555 *A*). Das blinde Ende

der letzteren bildet später einen umfangreichen, unter dem Ganglion gelegenen Sack, die Anlage des subganglionären Körpers, der sog. Hypophysisdrüse.

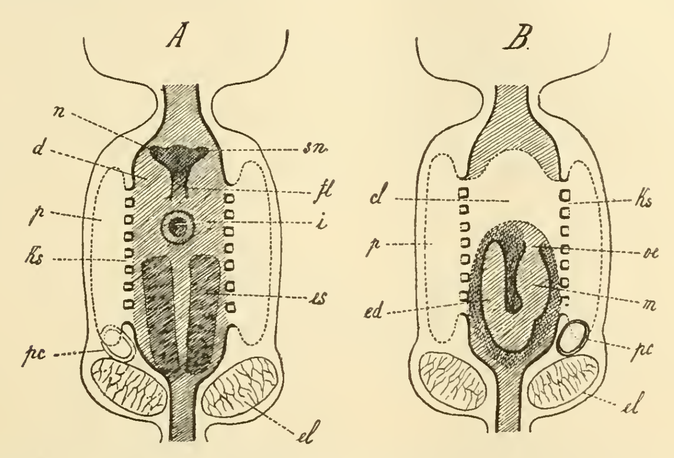


Fig. 555. *A* obere, *B* untere Ansicht eines Blastozoids von Pyrosoma im Stadium der Fig. 552, schematisirt. (Nach SALENSKY, 1892.)

cl Cloake, *d* Darmhöhle (Pharyngealsack, Kiemendarm), *ed* Enddarm, *el* Eläoblast, *es* Endostylanlage, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäcke, *pc* Pericardialsäckchen, *sn* Anlage der Seitennerven.

Wie die Fig. 552—554 und am besten die Fig. 554 erkennen lassen, hat sich mit der bereits vorher erwähnten Lageverschiebung auch eine weitgehende Formveränderung der Blastozoide vollzogen. Wenn man in den jungen Individuen als Längsaxe die Linie annimmt, welche von der einen zu der nächsten Verbindungsstrecke zweier Blastozoide geht (Fig. 552 *A*), so erfährt diese Axe im Verlauf der

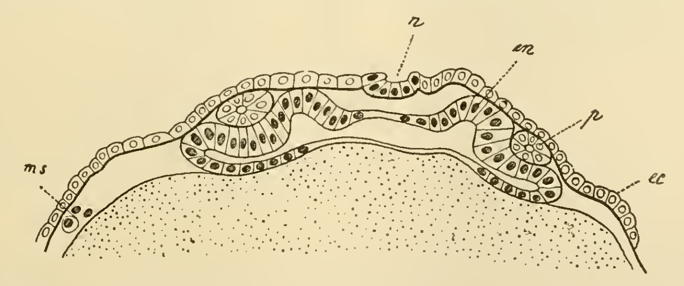


Fig. 555 *C*. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt eines Blastozoids von Pyrosoma. (Nach SALENSKY, 1892.)

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesodermzellen, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialröhre.

schon besprochenen Entwicklungs- und Wachsthumsvorgänge eine wesentliche Verschiebung. Als Längsaxe des ausgebildeten Ascidiozoids erscheint die Verbindungslinie zwischen Ingestions- und Egestionsöffnung (Fig. 556 *C*); sie steht zu jener früheren Längsaxe geradezu senkrecht. Die stattgefundene Lageverschiebung der einzelnen Organe und die Umgestaltung des ganzen Körpers ist am besten aus der

Orientirung des Kiemendarms, bezw. des Endostyls und der Kiemenspalten zu erkennen (Fig. 556 *A—C*). Die letzteren zeigen bei horizontaler Orientirung der Verbindungsstrecken eine verticale Stellung (Fig. 556 *A*), die mit beginnender Verlagerung der Längsaxe in eine schräge Richtung übergeht (Fig. 556 *B*), um dann bei einer horizontalen Stellung anzulangen (Fig. 556 *C*). Die Orientirung der Kiemenspalten zum Endostyl und der jedesmaligen Längsaxe bleibt dabei stets eine verticale und der Kiemenkorb mit dem Endostyl hat sich also gewissermassen aus einer horizontalen zu einer verticalen Stellung aufgerichtet (Fig. 556 *A—C*).

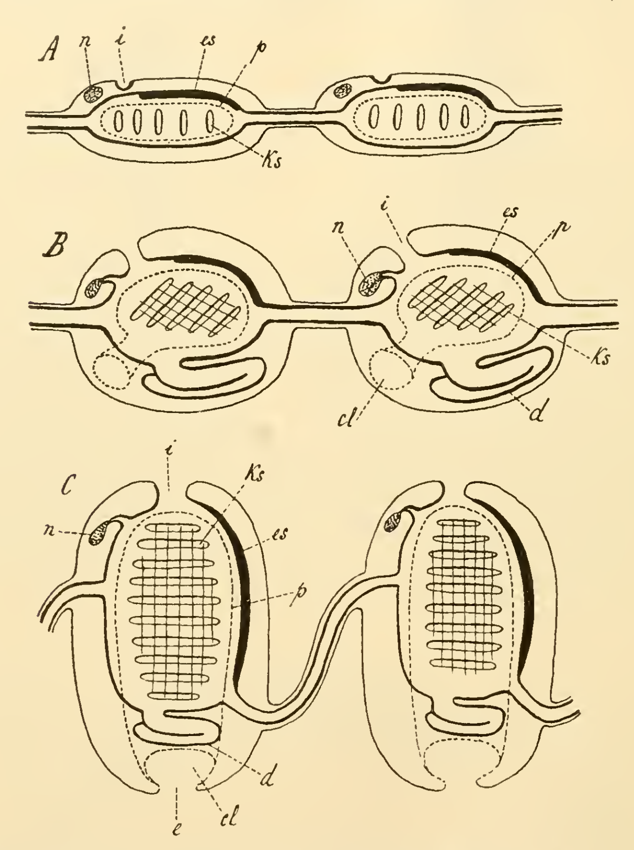


Fig. 556. Drei auf einander folgende Entwicklungsstadien zweier Blastozoide von Pyrosoma in Seitenansicht, schematisirt. (Nach SALENSKY, 1892.)

cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialraum.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass die obere Körperfläche der jungen Blastozoide einen Theil der späteren Rückenfläche, sowie einen solchen der späteren Bauchfläche umfasst. Die Grenze zwischen beiden ist durch die Lage der Ingestionsöffnung gegeben (Fig. 556 *A*). Die bilaterale Symmetrie bleibt dabei gewahrt; die rechte und linke Seite bewahren also bei der betreffenden Veränderung ungefähr ihre früheren Verhältnisse zu einander. Zum besseren Vergleich zwischen den Gestalts-

verhältnissen der jungen und ausgebildeten Blastozoide gaben wir früher die von Salensky aufgestellte Tabelle, welche hier in gleicher Weise zu wiederholen ist:

Junges Blastozoid.	Ausgebildetes Blastozoid.
Obere Körperfläche	Oberfläche der vorderen Körperhälfte
Untere Körperfläche	Oberfläche der hinteren Körperhälfte
Der vordere Theil von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterfläche.	Neurale Körperpartie
Der hintere Theil von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterseite.	Hämale (durch den Endostyl bezeichnete Körperpartie).

Bei der weiteren Ausbildung der Blastozoide spielt das bisher noch nicht erwähnte Mesoderm eine wichtige Rolle. Es wird in der Hauptsache von den sehr zahlreich aus der primären Leibeshöhle des Oozoids in diejenige der Blastozoide übergetretenen Mesenchymzellen gebildet. Auch sollen Zellenelemente daran betheiligt sein, welche vom Zerfall des sogenannten Cölomsackes, bezw. der Pericardialröhre im Oozoid herrühren, während diese ihrerseits von dem anderseitigen Cölomsack hergeleitet wird (man vgl. hierzu die Darstellung der Embryonalentwicklung im Spec. Theil, p. 1315, 1318 u. 1330). Auch das zerfallende „Chordarudiment" dürfte zu der Mesenchymbildung beitragen.

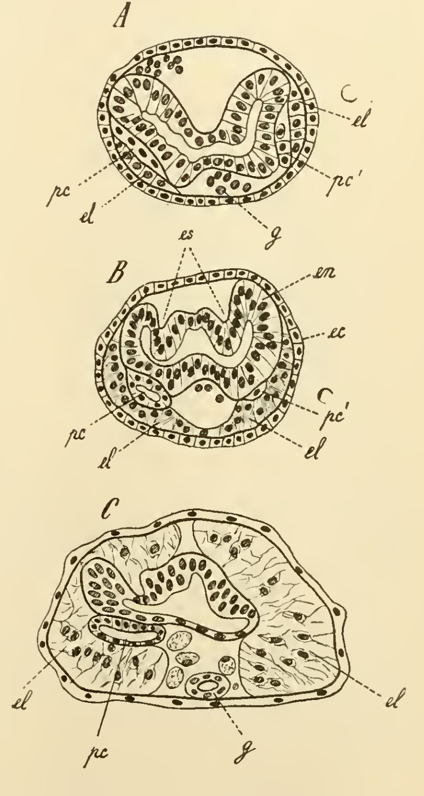


Fig. 557. Querschnitte durch den distalen Theil eines Blastozoids von Pyrosoma in auf einander folgenden Entwicklungsstadien. (Nach Salensky, 1892.)
ec Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm, *es* die paarigen Endostylfalten, *g* Genitalstrang, *pc* rechter Pericardialstrang bezw. Pericardialsäckchen, *pc'* linker Pericardialstrang.

In den Blastozoiden ordnen sich die Anfangs unregelmässig vertheilten Mesodermzellen bald in bestimmter Weise an, indem sie im hinteren Körperabschnitt zwischen Ectoderm und Entoderm zwei ziemlich regelmässige, symmetrisch gelagerte Schichten bilden (Fig. 557 *A*), von denen die äussere die Anlage des Eläoblasts, die innere diejenige der sogenannten Pericardialstränge der Blastozoide ist (Fig. 557 *B*). Die Eläoblastanlage entwickelt sich bald in der Weise weiter, dass ihre Zellen hoch cylinderförmig werden,

worauf eine unregelmässigere Anordnung und Vacuolisirung eintritt (Fig. 557 *C*), welche Vorgänge dem Eläoblast die für ihn characteristische, mit einem Pflanzenparenchym vergleichbare Structur verleihen. Der jetzt in paariger Anlage vorhandene Eläoblast besteht aus den beiden im hinteren Körperabschnitt gelegenen runden Zellengruppen, durch welche die Körperoberfläche an diesen Stellen etwas vorgewölbt wird (Fig. 554 u. 555).

Die als Pericardialstrang bezeichnete innere Schicht der beiderseitigen Mesodermanlage nimmt eine etwas verschiedenartige Entwicklung. Der rechtsseitige Pericardialstrang reicht weiter nach vorn und bildet hier eine geschlossene Blase, das Pericardialsäckchen (Fig. 557 *B* u. *C*). Daraus geht das Herz in der Weise hervor, dass sich die nach innen gelegene Wand verdickt und in die Höhlung des Säckchens einstülpt, also ein der Herzbildung anderer Tunicaten entsprechender Vorgang (vgl. p. 749 u. 832).

Der nicht vollständig für die Ausbildung des Pericardialsäckchens verwendete rechte, sowie der linke Pericardialstrang erfährt zunächst keine Weiterentwicklung; beide werden aber später insofern von besonderer Bedeutung, als sie in den Stolo prolifer der Blastozoide eintreten und deren Mesodermanlage bilden, wovon noch die Rede sein wird (Salensky).

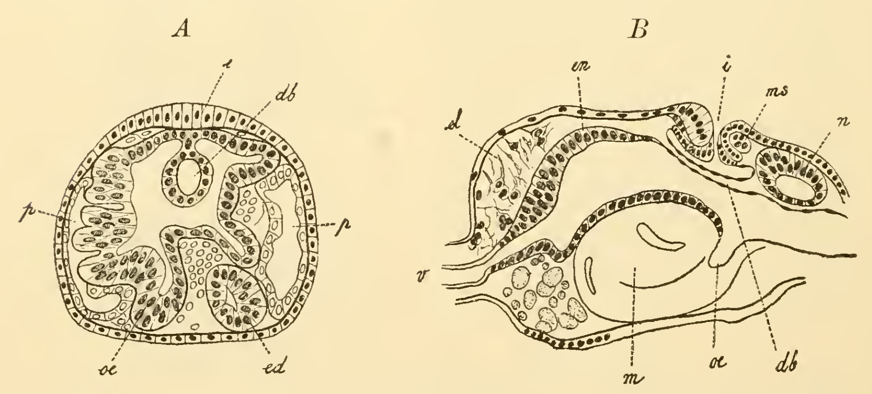


Fig. 558. Querschnitt und Längsschnitt eines Blastozoids von Pyrosoma. (Nach Salensky, 1892.)
db Diapharyngealband, *ed* Enddarm, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, bezw. deren Anlage als Ectodermverdickung, *m* Magen, *ms* Schliessmuskel, *n* Anlage des Ganglions, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialhöhlen, *v* Verbindungsstrang.

Die bei den Pyrosomen nur wenig entwickelte Körpermuskulatur rührt von feinen Zellenstreifen des Mesenchyms her, die zwischen dem Ectoderm und den Peribranchialröhren liegen und an deren Peripherie die contractilen Fibrillen ausgeschieden werden (Seeliger, Salensky).

Die entodermalen und mesodermalen Gebilde lassen über und unter dem Darmrohr je einen längs verlaufenden Leibeshöhlenraum, den supra- und subintestinalen Blutsinus frei (Salensky). Innerhalb des letzteren wird durch Zusammenlagern von Mesenchymzellen der Genitalstrang gebildet, in welchem eine Höhlung auftritt, um später wieder zu schwinden (Fig. 557 *A* u. *C*). Auf seine weitere Umbildung und die Betheiligung an der Ausbildung der

Genitalorgane der an den vier primären Blastozoiden knospenden Individuen wird ebenfalls noch zurückzukommen sein.

Einige weitere Entwicklungsvorgänge der primären Blastozoide, bezüglich deren auf den Spec. Theil (p. 1332) verwiesen sei, sollen hier nur kurz erwähnt werden, so die für die Blutcirculation wichtige, röhrenförmige Einfaltung der dorsalen Darmwand, die als Diapharyngealband (von HUXLEY) oder pharyngealer Blutsinus (von SALENSKY) bezeichnet und mit der Kieme der Salpen verglichen wurden (Fig. 558 *A* u. *B*).

Paarige Zellanhäufungen am Eingang des Kiemendarms zwischen dem Entoderm und der Wand der Peribranchialhöhle wurden als längliche und linsenförmige Zellenhaufen bezeichnet (KEFERSTEIN-EHLERS, KOWALEVSKY, SALENSKY, SEELIGER, Fig. 554 u. 559), und sind wohl mesodermaler Herkunft, obwohl man ihren Ursprung auch auf die Follikelzellen zurückgeführt hat.

C. Die Knospung an den Blastozoiden und die weitere Ausbildung der Colonie.

Wenn die vier primären Blastozoide die im vorhergehenden Abschnitt besprochene Ausbildung erlangt haben, dann sind sie radiär um die Hauptaxe der jungen Colonie so aufgestellt, dass ihre Ingestionsöffnungen ungefähr im Aequator der Colonie liegen (Fig. 554 *A*). In ihrer Mitte befindet sich Anfangs noch das Oozoid und nach dessen Rückbildung die gemeinsame Cloakenhöhle. Die Blastozoide richten ihre Rückenfläche gegen die Cloakenöffnung, während die Bauchfläche von ihr abgewendet und gegen die geschlossene Stockspitze zu gewendet ist. An der Ventralfläche kommt dann der Stolo prolifer zur Ausbildung, und hier erfolgt also die Abschnürung der Knospen. Dieser Lagerung entsprechend erwartet man, die ältesten Individuen der Colonie der gemeinsamen Cloakenöffnung am nächsten zu finden, doch ist dies deshalb nicht der Fall, weil die jungen Knospen nach der Abschnürung vom mütterlichen Körper innerhalb des Cellulosemantels zwischen den Primärzoiden hindurch, von denen sie gebildet wurden, gegen die Dorsalseite dieser Individuen rücken, um sich zwischen sie und die gemeinsame Cloakenöffnung einzuschieben. Die neu gebildeten Blastozoide verfahren dann ebenso und nehmen eine entsprechende Lage ein (SEELIGER, NEUMANN). So kommt es, dass bei älteren Colonien die vier primären Blastozoide den von der Cloakenöffnung abgewendeten Pol des Stockes einnehmen. Dieser Entstehung entsprechend zeigen die beiden Mantelgefässe, welche jedes Blastozoid in die gemeinsame Cloakenhöhle entsendet, bei ihnen die grösste Länge, indem sie als lange Röhren bis zum entgegengesetzten Ende des Stockes verlaufen (SEELIGER). Ehe nun auf das Verhalten der jüngeren zu den älteren Blastozoiden und die weitere Ausbildung des Stockes eingegangen werden kann, sind die eigentlichen Knospungsvorgänge ins Auge zu fassen.

Stolo prolifer und Knospenbildung.

Lange bevor die Blastozoide ihre endgültige Grösse und Selbstständigkeit erlangt haben, gehen sie zur Knospenbildung über und bringen einen Stolo prolifer zur Ausbildung, obwohl sie selbst noch mit einem solchen im Zusammenhang stehen. An dem schon weit

ausgebildeten Stolo nehmen die Individuen von der Basis nach der Spitze, d. h. vom proximalen nach dem distalen Ende an Umfang zu, und das am freien Ende liegende ist also das am weitesten ausgebildete (Fig. 559). An dem hier abgebildeten Stolo zeigt sich dieses Blastozoid nicht nur ziemlich vollständig bis zur Höhe der Pyrosomen-Organisation entwickelt, sondern weist auch bereits die Anlage eines neuen Stolo prolifer auf (Fig. 559).

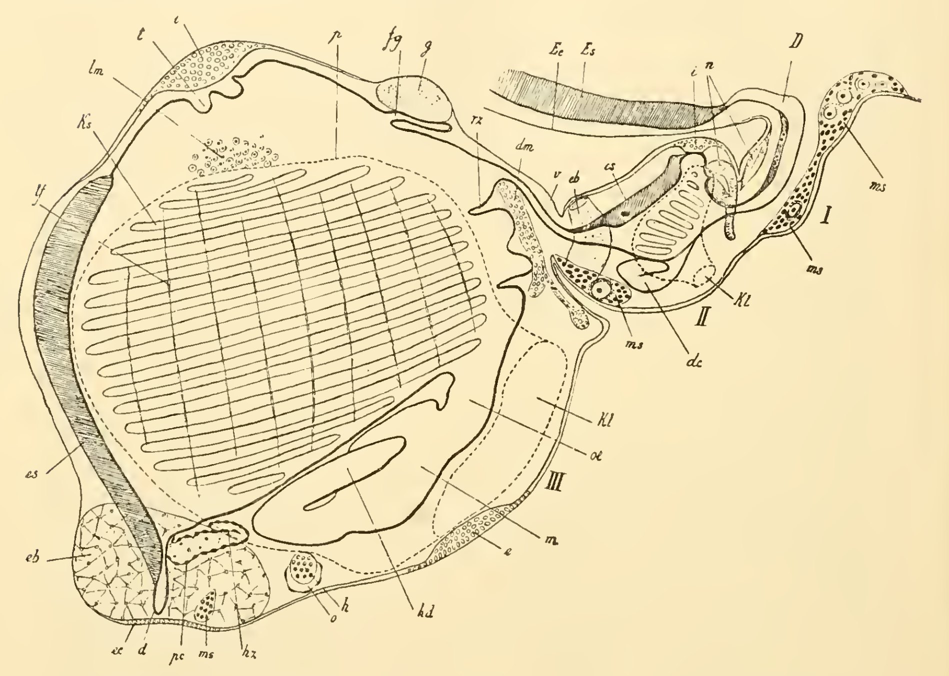


Fig. 559. Stolo (Kette von 3 Individuen) von Pyrosoma. (Nach SEELIGER, 1889.)

I jüngstes, proximales, *II* mittleres, *III* ältestes, distales Blastozoid.

D Einmündungsstelle des Endostylfortsatzes des Mutterthieres, *d* Endostyl- oder Entodermfortsatz, *dc* Anlage des Darmkanals, *dm* länglicher Zellenhaufen, *e* Anlage der Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *Ec* Ectoderm des Mutterthieres, *ec* Ectodermplatte der Stoloanlage, *Es* Entostyl des Mutterthieres, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hoden, *hd* Hinterdarm, *hz* Herz, *i* Anlage der Ingestionsöffnung, *kl* Kloake, *ks* Kiemenspalten, *lf* Längsbalken des Kiemensackes, *lm* linsenförmiger Zellenhaufen, *m* Magen, *ms* Mesoderm-(Genital-)strang, *n* Anlage des Nervensystems, *o* Ovarium (Eifollikel mit Ei), *oe* Oesophagus, *p* Umgrenzung der Peribranchialsäcke, *pc* Pericardium, *rz* Rückenzapfen, *t* Tentakelanlage, *v* Verbindungsgang der Darmhöhle des 2. und 3. Blastozoids.

Der Bildung des Stolo prolifer liegt eine zunächst nur kleine zipfelförmige Ausstülpung der Kiemendarmwand zu Grunde, die am Hinterende des Endostyls, ventral vom Herzen gelegen und von Eläoblastgewebe umgeben ist (Fig. 559). Dieses Entodermdivertikel erscheint seiner Lage nach als Ueberrest des früher (p. 757) erwähnten entodermalen Verbindungsrohres zwischen den Entodermsäcken zweier benachbarter Knospen; es wird gewöhnlich als Entodermrohr, Entodermfortsatz oder wegen seiner nahen Beziehung zum Endostyl des Mutterthieres als Endostylfortsatz bezeichnet. Ausser ihm betheiligt sich an der Bildung des Stolo prolifer

eine Gruppe dicht gedrängter Mesodermzellen, die vom Eläoblastgewebe umgeben sind (Fig. 560 u. 561). Es handelt sich hier um die Anlage des Genitalstrangs, denn schon sehr frühzeitig treten in der mesodermalen Zellenmasse grössere Zellen auf, die sich als junge Eizellen zu erkennen geben (Fig. 559 u. 562). Uebrigens steht der Genitalstrang des Stolo in Verbindung mit demjenigen des Mutterthieres, von dem er sich also ableitet. Ausser dem Entodermrohr und Genitalstrang enthält die Anlage des Stolo noch Gruppen von Mesenchymzellen, die sich neben dem ersteren in zwei Strängen anordnen (Fig. 560 u. 561) und von denen sich der rechts gelegene bis zum Pericardialsäckchen des Mutterthieres fortsetzt.

Fig. 560.

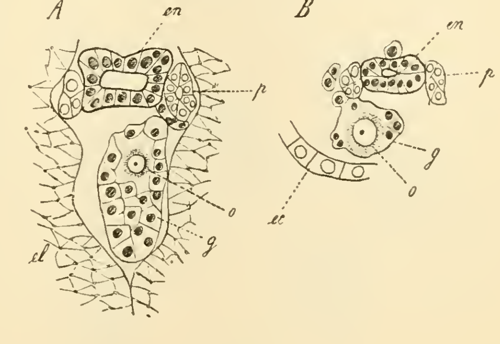


Fig. 561.

Fig. 560. Querschnitt durch den Entodermfortsatz (*en*) einer sehr jungen Stoloanlage von Pyrosoma mit umgebenden Mesenchymzellen (*ms*). (Nach SEELIGER, 1889.)

Fig. 561. Querschnitte durch zwei sehr junge Stolonen von Pyrosoma. (Nach SEELIGER, 1889.)

ec Ectoderm, *el* Eläoblastgewebe des mütterlichen Körpers, *en* Entodermfortsatz, *g* Genitalstrang, *o* Oocyten, *p* Peribranchialröhren.

Wenn auch der Stolo in der Anlage bereits vorhanden ist, so macht er sich doch äusserlich noch nicht geltend, sondern dies geschieht erst dadurch, dass die Stelle des Ectoderms, gegen welche der Entodermfortsatz gerichtet ist, sich etwas verdickt und dann vorwölbt, wodurch ein zapfenförmiger, solider Fortsatz entsteht (Fig. 562 *A*), an dem sich später durch quere Einschnürungen die einzelnen Individuen absetzen (Fig. 562 *C* u. 566).

Auf die bezüglich der Herkunft der Organe aus den Schichten des Stolo bestehenden Schwierigkeiten wurde bereits früher eingegangen (Spec. Theil dieses Lehrbuchs, p. 1392). Hier sei nur hervorgehoben, dass nach SEELIGER's Auffassung der Genitalstrang dabei eine sehr wichtige Rolle zu spielen hat und deshalb von ihm auch als „Keimstrang" oder „mesodermale Keimmasse" bezeichnet wird. Daraus würden die schon früh vorhandenen Peribranchialröhren (Fig. 561 *A* u. *B*), aber auch das Nervenrohr abstammen, dessen unmittelbare Entstehung von dem sich nach oben herum krümmenden Mesodermstrang SEELIGER feststellen zu können glaubte (Fig. 562 *A* u. *C*). Aus dem „Keimstrang" würden also ausser den Mesoderm- und Genitalzellen noch die Peribranchialröhren und das Nervensystem hervorgehen, welche letzteren Organe nicht nur im Oozoid, sondern auch in den vier primären Blastozoiden ectodermaler Herkunft sind.

Ehe nicht genügend eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen vorliegen, erscheint es wohl müssig, eine Erklärung dieser

Differenzen zu versuchen. Nahe liegt aber jedenfalls die schon früher ausgesprochene Vermuthung, dass in ähnlicher Weise wie bei der Entstehung der vier Primärblastozoide die Organe bereits in der Anlage vorhanden sein und als solche direct vom Mutterthier übernommen werden möchten. Wenn sich dies so verhielte, würden also die Primärorgane im Stolo nicht neu angelegt, sondern wären in letzter Instanz auf diejenigen des Oozoids zurückzuführen (Spec. Theil, p. 1393).

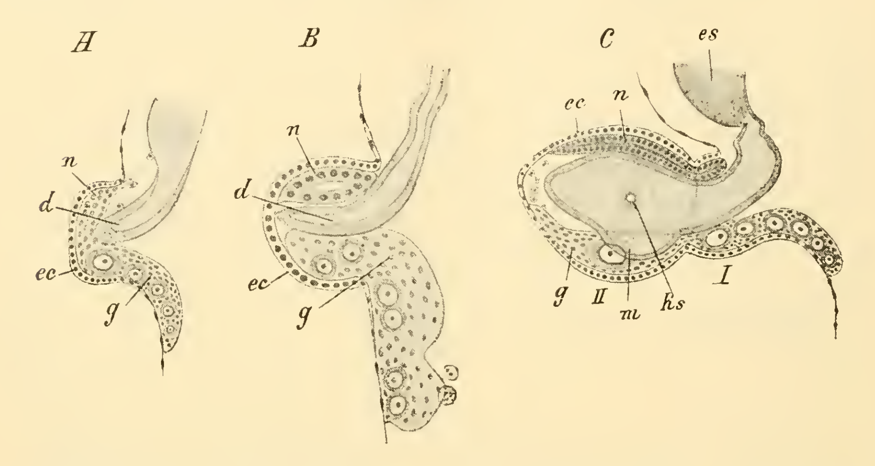


Fig. 562. Drei Entwicklungsstadien des Stolo prolifer von Pyrosoma, an dem bereits die Scheidung in zwei Individuen (*I* und *II*) angedeutet ist. (Nach SEELIGER, 1889.)

d Entodermfortsatz, *ec* Ectoderm, *es* Endostyl des Mutterthieres, *g* Genitalstrang, *ks* erste Kiemenspalte, *m* Anlage des Darmkanals, *n* Anlage des Neuralrohrs.

Der Stolo, an welchem nunmehr die Sonderung der Knospen durch die bereits erwähnten ringförmigen Einschnürungen erfolgen kann (Fig. 562 *C*), besteht jetzt aus dem ectodermalen Epithel, dem im Querschnitt kreuzförmig erscheinenden Entodermrohr und den in den Einbuchtungen des letzteren liegenden vier Zellsträngen bezw.

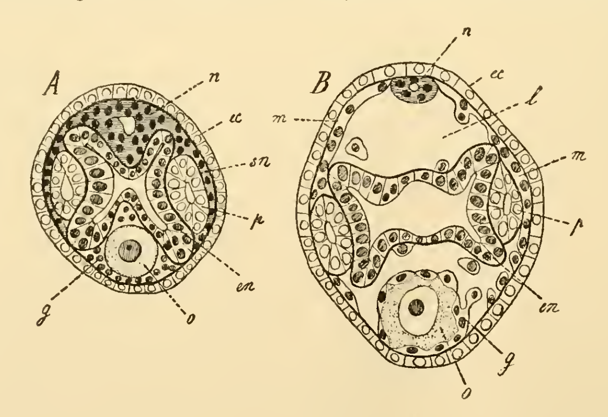


Fig. 563. Zwei Querschnitte durch den Stolo von Pyrosoma. (Nach SEELIGER, 1889.)

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *l* Leibeshöhle, *m* Mesoderm, *n* Neuralrohr, *o* junge Eizelle, *p* Peribranchialröhren, *sn* Anlage der Seitennerven.

Röhren, nämlich dem dorsalen Nervenrohr, dem ventralen Genitalstrang und den beiden seitlich gelegenen Peribranchialröhren (Fig. 563 *A*). Später rücken die Organe mehr aus einander, d. h. mit der Grössenzunahme des Stolo tritt eine Ausweitung und die Bildung der primären Leibeshöhle ein, in der sich vereinzelte, vom „Keimstrang" herstammende Mesenchymzellen vertheilen oder je nach Bedarf zu Gruppen zusammen ordnen (Fig. 563 *B*).

Die für die einzelnen Individuen bestimmten, im Stolo einheitlichen Organanlagen erfahren bald eine dementsprechende Einschnürung; wenigstens betrifft dies das Neuralrohr, die Peribranchialröhren und den Genitalstrang, während das Entodermrohr länger erhalten bleibt und auch bei recht weit ausgebildeten Blastozoiden noch die Verbindung zwischen den Kiemendarmanlagen vermittelt (Fig. 559). Die Ausbildung der Blastozoide schreitet, wie schon erwähnt, von der Basis nach der Spitze des Stolo vor, und wenn fünf Individuen zu erkennen sind, ist das erste gewöhnlich schon zur Ablösung fertig (Fig. 564). So kommt es, dass im Allgemeinen nicht mehr als fünf Blastozoidanlagen am Stolo beobachtet werden, doch können es weniger, unter Umständen aber auch mehr sein. In Stöcken jüngeren und mittleren Alters ist die Knospenproduction eine lebhaftere; so konnte Neumann an einem jüngeren, 25 cm langen Stock von Pyrosoma spinosum zahlreiche Stolonen mit je sieben Individuen nachweisen, während die Productionskraft mit dem Aelterwerden des Stockes nachlässt und in alten Stöcken häufig nur zwei Individuen am Stolo gefunden werden, nämlich ein älteres, schon ausgebildetes Blastozoid, das mit einem noch ganz jungen durch einen langen Stiel verbunden ist. An den rasch knospenden Individuen hingegen sind die Verbindungsstücke nur kurz (Fig. 559). Die Anzahl der zu einer mehr oder weniger langen Kette vereinigten Tochterindividuen eines Mutterthieres scheint

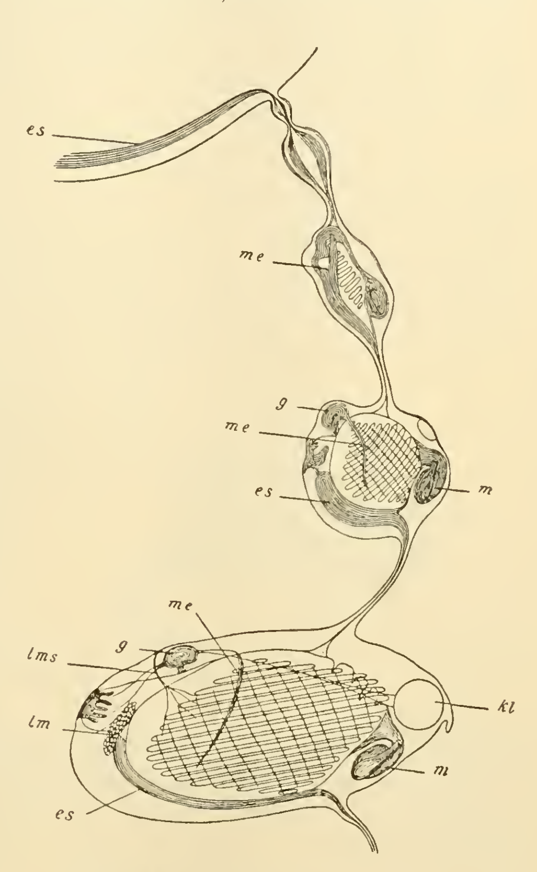


Fig. 564. Stolo von P. Agassizi mit 5 Knospen. (Nach G. Neumann, 1909.)
es Endostyl, *g* Ganglion, *kl* Cloake, *lm* Leuchtorgan, *lms* laterales Muskelsystem, *m* Magen, *me* Cloacalmuskel.

von dem Zeitpunkt abzuhängen, in welchem die von ihm hervorgebrachten Tochterthiere selbst wieder knospungsfahig werden, denn erst dann, wenn der Stolo eines Blastozoids selbst zu knospen beginnt, wird der Verbindungsstrang mit dem Nachbarindividuum durchgeschnürt (NEUMANN, 1909).

Die weitere Ausbildung der Blastozoide.

Die am Stolo zur Sonderung gelangenden Individuen ändern mit der fortschreitenden Entwicklung ihre Richtung in ähnlicher Weise, wie es vorher für die vier Primärblastoide besprochen wurde, und nach der Loslösung nehmen sie in der Colonie eine bestimmte Stellung an, doch können wir darauf erst eingehen, nachdem wir die weitere Ausbildung der Blastozoide kennen gelernt haben, die übrigens hier nur kurz characterisirt werden soll.

Von dem zum Körperepithel des Blastozoids werdenden Ectoderm geht die Abscheidung des Cellulosemantels in der für die übrigen Tunicaten geltenden Weise aus (SEELIGER). Grubenförmige Ectodermeinstülpungen stellen die Ingestions- und Egestionsöffnung dar, indem sie am Grunde mit der Kiemendarm- und Kloakenwand verschmelzen. An der Durchbruchsstelle der ersteren treten papillenartige Erhebungen auf, die Anlagen des Tentakelkranzes (Fig. 559 u. 564).

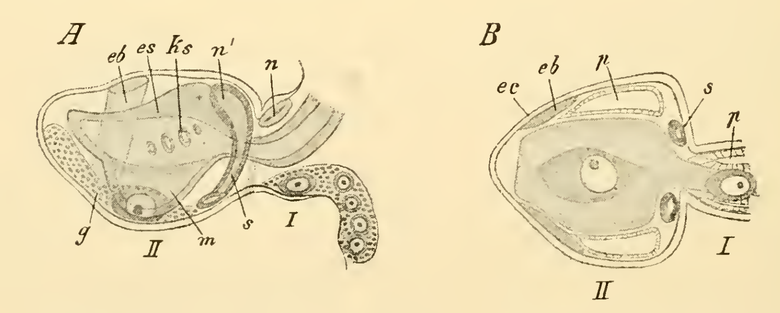


Fig. 565. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage zweier Individuen (*I* u. *II*), *A* Seitenansicht, *B* von der Seite des Genitalstrangs gesehen, der nur durch die Eizelle gekennzeichnet ist. (Nach SEELIGER, 1889.)

eb Eläoblast, *ec* Ectoderm, *es* Endostylanlage, *g* Genitalstrang, *ks* Kiemenspalten, *m* Anlage des Darms, *n* Nervensystem des Individuums *I*, *n'* Nervensystem des Individuums *II*, *p* Peribranchialröhren, *s* Anlage der Seitennerven, in *B* im Querschnitt gesehen.

Der Entodermsack der Knospe liefert den Kiemendarm, an welchem die obere der erwähnten medianen Einfaltungen (Fig. 563 *A*) die Anlage des Endostyls darstellt (Fig. 565 *A*), der also zunächst an der oberen (neuralen) Wand des Kiemendarms liegt und dessen proximales Ende dem späteren Vorderende entspricht. Hier geht die Endostylanlage in das vorerwähnte, als Diapharyngealband bezeichnete provisorische Gebilde über, das sich von der Ingestionsöffnung gegen das Ganglion erstreckt (Fig. 558). — An den Seitenwänden des Kiemendarms entstehen als Anfangs runde, dann längliche Durchbrechungen der sich berührenden Wand des Peribranchial- und Entodermsackes die Kiemenspalten (Fig. 562 *C*

u. 565 *A*), worauf sich als dazu senkrecht gestellte innere Einfaltungen des Kiemensackes, die Längsbalken, entwickeln. Als Auswüchse der dorsalen Wand des Kiemendarms kommen die Rückenzapfen zur Ausbildung (Fig. 559).

Der Darmkanal geht aus einer hufeisenförmigen Anlage hervor, indem die beiden unteren Ausbuchtungen (Fig. 565 *A* u. *B*) am distalen Ende der Knospe mit einander communiciren. Der rechte Schenkel dieser Anlage bleibt mit dem Kiemendarm in Verbindung und liefert den Schlund mit dem Magen, während der linke, blindendigende Schenkel zum hinteren Theil des Darmkanals wird und sich später in die Cloake öffnet (Fig. 566). Diese entsteht dadurch, dass die beiden Peribranchialsäcke der Knospe an der Unterseite des Stolo gegen einander wachsen und verschmelzen. Die Oeffnung der Cloakenhöhle nach aussen in Folge der Verbindung mit der Egestionseinstülpung wurde schon vorher erwähnt.

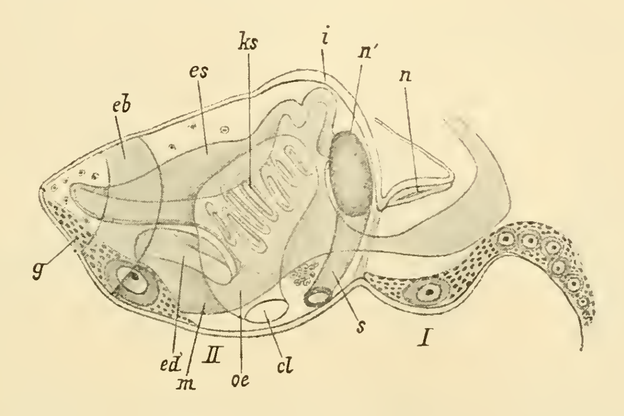


Fig. 566. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage zweier Individuen *I* und *II*. (Nach SEELIGER, 1889.)
cl Cloake, *eb* Eläoblast, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *g* Genitalstrang, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Neuralrohr des Individuums *I*, *n'* Ganglion des Individuums *II*, *oe* Oesopaguns, *s* Seitennerven.

Von dem Anfangs die ganze Länge des betreffenden Stoloabschnitts einnehmenden Nervenrohr wird der proximale Theil zu einer umfangreichen Blase, die durch Wucherung ihrer Dorsalwand das Ganglion liefert, während der distale schwächere Theil des Neuralrohrs schwindet. Zwei seitliche Auswüchse des blasigen Theils werden zu den Seitennerven. Von der Gehirnblase aus entsteht eine nach der Ingestionsöffnung zu gerichtete Einmündung in den Kiemendarm, die zur Flimmergrube wird (Fig. 559); das hintere blinde Ende bildet die Hypophysisdrüse oder den subganglionären Körper.

Nur kurz erwähnt seien auch die mannigfaltigen Umwandlungen, welche das Mesoderm erfährt. Zerstreute Mesenchymzellen der Leibeshöhle liefern Bindegewebe und Blutkörperchen; dazu in Beziehung stehen auch der linsenförmige und längliche Zellenhaufen, die ebenfalls aus dem Mesenchym hervorgehen und von denen der letztere wohl auch Reservestoffe führt. Desgleichen geht der Eläoblast aus einer Anfangs paarigen Ansammlung von

Mesenchymzellen hervor, die am distalen Ende der Knospe dicht unter dem Entoderm liegt. Weiter entstammt dem Mesenchym die spärliche Musculatur, die sich durch Zusammenlegen der isolirten Zellen zu Zellsträngen und Ausscheiden contractiler Fasern herausbildet.

Auf eine kleine Gruppe von Mesenchymzellen wird auch die Anlage des Pericardialsäckchens zurückgeführt; sie liegt unter der rechten Peribranchialröhre an deren distalem Ende (Fig. 559 u. 567). Ein Hohlraum tritt darin auf und an der dadurch entstandenen Blase bildet sich dort, wo sie die Darmwand berührt, durch Einstülpung das Herz (Fig. 568). Das ursprünglich an der rechten Körperseite der Knospe gelegene Pericardialsäckchen rückt später nach der Mitte zu an die Dorsalseite des Endostylfortsatzes, was insofern erwähnenswerth ist, als es bei den Ascidien an dessen Ventralseite, d. h. ventral vom Epicardium, liegt.

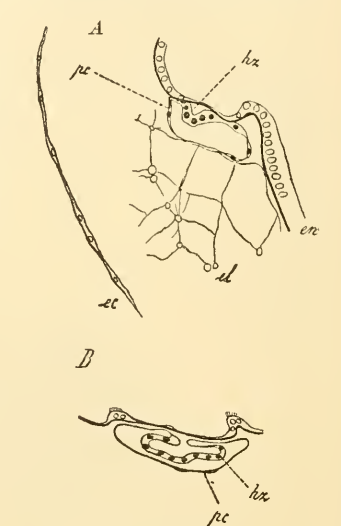


Fig. 567. Fig. 568.

Fig. 567. Zwei frühe Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma. (Nach Seeliger, 1889.)

en Entoderm (Wand der Darmanlage), *ec* Ectoderm, *p* Peribranchialsack, *pc* Anlage des Pericardialsäckchens.

Fig. 568. Zwei spätere Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma. (Nach Seeliger, 1889.)

ec Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (Darmwand), *pc* Pericardialsäckchen, *hz* Herzanlage.

Der Genitalstrang jeder Knospe liefert, wie schon erwähnt, den Genitalstrang des Stolo und die Geschlechtsorgane. An ihm ist schon sehr bald eine distale und eine proximale Partie zu unterscheiden; die erstere, welche vom Eläoblast umgeben ist, wird zum Genitalstrang des Stolo (Fig. 565 u. 566), die letztere bringt schon bald die Genitalorgane zur Ausbildung. Grössere Eizellen sind bereits früher hervorgetreten (Fig. 559 u. 562), von denen in jeder Knospe nur eine mit dem umgebenden Follikelepithel zur Ausbildung gelangt. Ein neben diesem einfachen Ovarium gelegener rundlicher Zellencomplex gibt sich als Anlage des Hodens zu erkennen. Die ausleitenden Kanäle, Samenleiter und Oviducte entstehen aus einer peripheren Zellenschicht der beiderlei Genitalanlagen und verlängern sich gegen die Cloake hin, in welche sie schliesslich einmünden.

Die Ausbildung des Stockes.

Wie schon vorher kurz erwähnt wurde, erfuhren die am Stolo prolifer der Blastozoide entstehenden Individuen eine ähnliche Aenderung ihrer Orientirung, wie sie auch für die vier primären Blastozoide angegeben wurde (Fig. 552, 554, p. 755 u. 758), indem sie sich senkrecht zur Längsaxe des Stolo stellen (Fig. 564). Die Längsaxe der Stolosegmente wird also zur Dorsoventralaxe der Blastozoide, und deren (ungefähr durch die Anlage der Ingestions- und Egestionsöffnung bezeichnete) Längsaxe ist somit zu der früheren Längsaxe vertical gerichtet (Fig. 556). Die später gebildeten Blastozoide sind, wie die vier Primärblastozoide, mit der Ventralseite der geschlossenen Stockspitze zugekehrt. Wenn sie sich vom Stolo ablösen, rücken sie alsbald von diesem fort und nehmen zumal in den jüngeren Colonien eine sehr regelmässige Lagerung an.

Geht man bei der Bildung des Stockes wieder von den vier Primärblastozoiden aus, so besitzt jedes von diesen an seiner Ventralseite eine Knospenkette, die aber nicht geradeaus in der Richtung der Axe vorgestreckt, sondern nach der linken Körperseite des Mutterthiers gekrümmt ist. Die sich ablösenden Knospen wandern nun dieser Krümmung entsprechend im Cellulosemantel an der linken Seite des Mutterthiers zwischen den Primärblastozoiden hindurch in dorsaler Richtung, also gegen das geöffnete Stockende hin. Wie diese Wanderung und der Aufbau des Stockes vor sich geht, ist neuerdings eingehend von G. NEUMANN verfolgt worden.

Die schon von SEELIGER (1895) festgestellte Wanderung der jungen Blastozoide im Pyrosomenstock ist nicht nur eine Folge der sich im Zusammenhang mit den Wachsthumsvorgängen geltend machenden Verschiebungen, sondern nach den Beobachtungen von NEUMANN (1909) eine mehr active, durch besondere Zellengruppen hervorgerufene Fortbewegung, wie sie auch von anderen Tunicaten (Doliolum, Anchinia, Dolchinia, vgl. p. 814, 840 u. 844) bekannt geworden ist. An den wandernden Knospen ist eine Zellengruppe von dreieckiger Gestalt zu beobachten (Fig. 569), deren Basis der Rückenseite der Knospe anliegt. Diese Zellen treten schon frühzeitig an der Knospe auf und ähneln in Structur und Form den Mantelzellen, von denen sie wohl auch herstammen dürften. Diesem aus unregelmässig gestalteten, spindel- oder sternförmigen Zellen gebildeten Complex von „Phorocyten" soll nun eine active Beweglichkeit zukommen und sie sollen die von der Substanz des Cellulosemantels umgebene Knospe in diesem forttransportiren, wie aus ihrem Verhalten während der Knospenwanderung und den Gestaltveränderungen des ganzen Zellenhaufens entnommen wird. Ist das Blastozoid an seiner endgültigen Lagerstatt angekommen, so gibt der „Zellen-

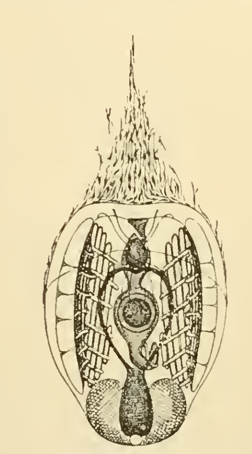


Fig. 569. Wanderknospe mit dem Phorocytenschwarm (*ph*) von P. verticillatum. (Nach G. NEUMANN, 1909.)

schwarm" die für ihn besonders characteristische Zipfelbildung (Fig. 569) auf, es tritt ein ungeordnetes Durcheinander der Zellen in ihm ein, und diese scheinen nicht an ihre vermuthliche Ursprungsstelle (in den Mantel) zurückzukehren, sondern vielmehr einer Rückbildung zu verfallen (NEUMANN).

Die in der jungen Vierercolonie ungefähr gleichzeitig zur Ablösung gelangenden „Wanderknospen 1. Ordnung" stellen sich so auf, dass je eine dorsal über den Zwischenraum zwischen zwei Primärblastozoide zu liegen kommt, wobei ihre Medianebenen mit denen der benachbarten Primärblastozoide einen Winkel von 45°, unter sich einen solchen von 90° bilden (Fig. 570 *A*). Das links über einem Blastozoid gelegene Individuum ist dessen Tochterthier.

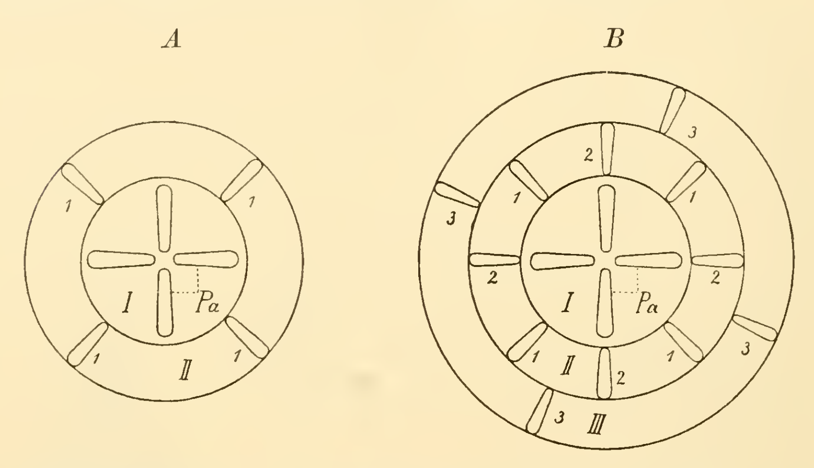


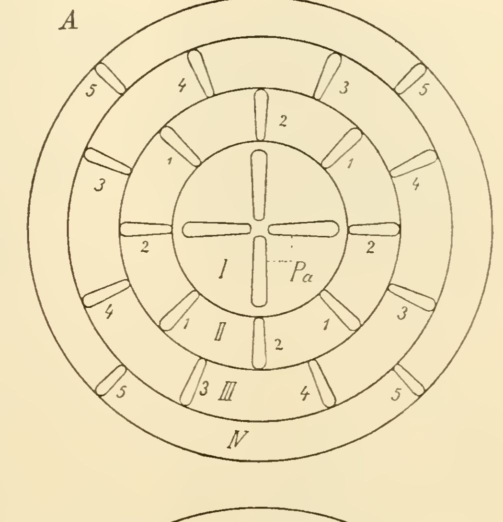
Fig. 570. Schemata der Knospenanordnung am jungen Pyrosomenstock. (Nach G. NEUMANN, 1909.)
I—III 1.—3. Etage, *1, 2, 3* Knospen 1.—3. Ordnung, *Pa* Primärblastozoide.

Den ersten vier Wanderknospen folgt ein zweiter Trupp von vier „Wanderknospen 2. Ordnung", die sich in die von jenen gebildete „2. Etage" so einordnen, dass jede von ihnen genau über dasjenige Primärblastozoid zu liegen kommt, von welchem es abstammt. Ueber den vier Primärblastozoiden ist also die aus 8, 4 älteren und 4 jüngeren Individuen bestehende 2. Etage gebildet (Fig. 570 *B*). Die nächsten vier Wanderknospen (3. Ordnung), welche die vier Primärblastozoide abgeben und die links von den Wanderknospen 1. Ordnung durch die 2. Etage hindurchwandern, ordnen sich wiederum dorsal, und zwar über den Zwischenräumen zwischen je einer Knospe 1. und 2. Ordnung an (Fig. 570 *B*), während der nächste Trupp von Wanderknospen (4. Ordnung) über die noch freien Zwischenräume zwischen den Knospen 1. und 2. Ordnung zu liegen kommt (Fig. 571 *A*). Dadurch ist eine „3. Etage" und ein Ring von 8 Individuen gebildet, welche mit denen der 2. Etage abwechseln (Fig. 571 *A*).

Die vier Wanderknospen 5. Ordnung, welche die Primärblastozoide abgeben, rücken auf dem kürzesten Wege bis über die 3. Etage, wo sie sich über den Knospen 1. Ordnung und über den Zwischenräumen zwischen den Knospen 3. und 4. Ordnung aufstellen, während vier

Wanderknospen 6. Ordnung über die Zwischenräume zwischen den Knospen 3. und 4. Ordnung zu stehen kommen (Fig. 571 *A* u. *B*). Auf diese Weise hat sich eine „4. Etage“ aufgebaut, deren Individuen genau über denen der 2. Etage liegen.

Mit der weiteren Production von Knospen durch die Primärblastozoide, wie sie NEUMANN bei P. a h e r n i o s u m beobachtete, kann noch eine regelmässige „5. Etage“ zu Stande kommen, deren Individuen 7. Ordnung über denjenigen 3. Ordnung (des 3. Ringes) stehen, während die Individuen 8. Ordnung über denen 4. Ordnung ihren Platz einnehmen (Fig. 571 *B*).



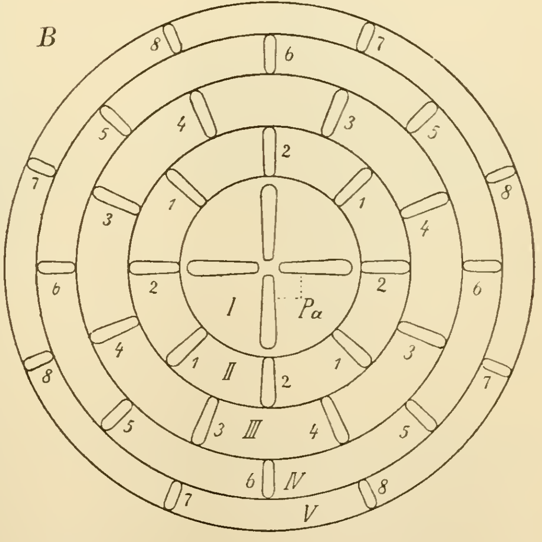


Fig. 571. Schemata der Knospenanordnung an wenig älteren Pyrosomenstöckchen. (Nach G. NEUMANN, 1909.) *I*—*V* 1.—5. Etage, *1*—*8* Knospen 1.—8. Ordnung, *Pa* Primärblastozoide.

Nicht immer ist die Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Individuen eine so strenge, wie dies hier dargestellt wurde, sondern sie wird zuweilen durch Zurück- oder Ausbleiben eines Primärblastozoids, wie auch späterer Blastozoide gestört. So beschrieb SEELIGER neben regelmässig vierzähligen auch dreizählige junge Colonien, bei denen eines der vier Primärblastozoide fehlt und dadurch ein ganz anderes Bild zu Stande kommt (Fig. 572 *D*). Die Regelmässigkeit in der Ausbildung der jungen Stöckchen, die Knospenwanderung und der Etagenaufbau, ist aus den von SEELIGER beobachteten jungen Colonien (Fig. 572 *A*—*C*) zu entnehmen, wenn auch die an den schematischen Abbildungen (Fig. 570 u. 571) erläuterte grosse Gesetzmässigkeit sich daraus weniger erkennen lässt; sie sollen hier mehr zur Erläuterung des Habitus dieser jungen Colonien dienen.

Wenn die Blastozoide 1. und 2. Ordnung mit der Production von Knospen beginnen, ist die Gesetzmässigkeit in der Anordnung keine so grosse mehr, wie dies bis zur Abstossung der 7. und 8. Tochtergeneration der Primärblastozoide der Fall zu sein pflegt.

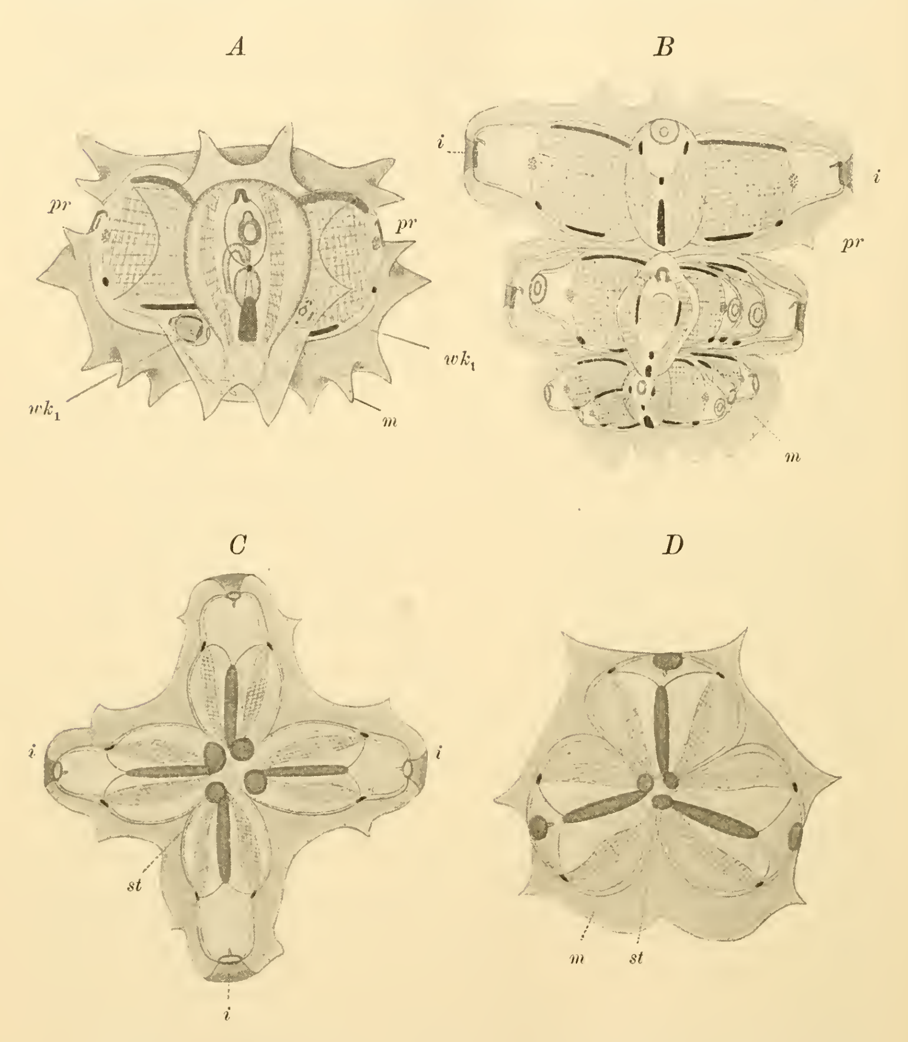


Fig. 572. P. aheruiosum. *A* junge (Vierer-)Colonie in seitlicher Ansicht, *B* junge, aus 3 Etagen bestehende Colonie in seitlicher Ansicht, *C* dieselbe Colonie von der Spitze aus gesehen, *D* junge Colonie, in welcher eines der vier Primärblastozoide rückgebildet ist. (Nach SEELIGER, 1895.)

i Ingestionsöffnung, *m* Cellulosemantel mit den für die Art characteristischen Fortsätzen, *pr* Primärblastozoide, *st* Stolo, wk_1 Wanderknospen 1. Ordnung.

Immerhin erfolgt auch der weitere Aufbau des Stockes in der Weise, dass die Knospen wie vorher nach dem offenen Stockende zu abwandern und je eine Knospe sich über einen Zwischenraum zwischen 2 Individuen der vorhergehenden Etage, bezw. direct über einem

Individuum der drittletzten Etage aufstellt. So sind unter Umständen 7—8 Etagen zu beobachten, von denen jede aus 8 Individuen besteht.

Beginnen dann auch die Blastozoide weiterer Etagen mit der Knospenproduction, so geht die Regelmässigkeit in der Anordnung der Individuen mehr und mehr verloren. Die Etagen werden aus mehr als 8 Individuen gebildet, und zwischen die Blastozoide der früheren Etagen schieben sich neue Knospen ein, wodurch der Stock nicht nur nach dem freien Ende hin vergrössert, sondern auch seine Dicke verstärkt wird. Hauptsächlich sind es dann die Wanderknospen der letzten Reihen, welche den Stock nach dem offenen Ende zu weiter bilden, während sich die der mittleren Reihen zumeist in der Nähe ihres Entstehungsorts ohne erhebliche Ortsveränderung festsetzen. Selbst an der Ventralseite der vier Primärblastozoide können Knospen liegen bleiben, so dass in älteren Stöcken die an der geschlossenen Stockspitze gelegenen Individuen nicht immer den vier Primärblastozoiden entsprechen (Neumann).

Schliesslich ist am Stock nur noch eine unregelmässige staffelförmige Anordnung der Individuen festzustellen, indem jedes Einzelthier im Zwischenraum zwischen zwei anderen steht; im ganzen aber herrscht nun eine ziemlich regellose und wirre Lagerung der Individuen im Stock, in welchem je nach der überwiegenden Knospungs- oder Wachstumsfähigkeit der Blastozoide ein dichteres oder weniger enges Zusammendrängen der Individuen besteht. Dies ist bei den einzelnen Pyrosomenarten verschieden, wie auch die ursprünglichen Etagen in verschiedener Weise durch neue, sich dazwischen schiebende Etagen unterbrochen werden können oder die Individuenzahl der Etagen sich auf verschiedenartigem Wege vermehrt. Von diesen differenten Vermehrungs- und Wachstumsverhältnissen kann dann auch die Form der ganzen Colonie beeinflusst und bestimmt werden.

Bezüglich derjenigen Pyrosomen, bei denen die Blastozoide durch Verbindungsbrücken im Zusammenhang bleiben und diese auch bei den ausgewachsenen Blastozoiden noch nachweisbar sind (P. spinosum und P. Agassizi, vgl. oben p. 767). gestaltete sich die Verschiebung der mit langen Stielen versehenen Individuen und somit auch die Stockbildung anscheinend in anderer Weise, insofern das freie Wandern der Knospen gehindert ist. Auch das Verhalten der Primärblastozoide und ihre Lage im Stock scheint dadurch eine andere zu werden, doch können wir die speciellen Verhältnisse hier nicht erörtern, sondern müssen in dieser Beziehung auf die Originaluntersuchungen und besonders auf die von Neumann gegebene Darstellung verweisen.

Die Individuen des Pyrosomenstockes bringen Geschlechtsproducte hervor und sind gleichzeitig zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung befähigt, wie aus der Darstellung dieses wie der vorhergehenden Abschnitte zu ersehen ist. Ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege pflanzt sich nur das Oozoid (Cyathozoid) fort, welches zu Grunde geht, wenn es die vier Primärblastozoide (Ascidiozoide) der Vierercolonie erzeugt hat. Ein Generationswechsel ist also auch bei den Pyrosomen vorhanden, doch ist er nicht so ausgeprägt wie bei Doliolum und den Salpen. Es wird auf diese Verhältnisse im Zusammenhang noch zurückzukommen sein.

3. Salpen.

Die Knospung der Salpen geht von einem Stolo prolifer aus, der in seiner Entstehung und Structur mit demjenigen der Pyrosomen viel Uebereinstimmendes zeigt, so dass diese Entwicklungsvorgänge am Besten an die der Pyrosonen angeschlossen werden.

Am Salpenstolo entsteht eine grössere Zahl von Individuen, so dass er beträchtliche Grösse erlangt und dadurch am Körper sehr auffällt. Er liegt in der Nähe des hinteren Körperendes an der Ventralseite und kann von hier ziemlich gerade nach vorn verlaufen (S. pinnata, affinis und dolichosoma[1]), oder er biegt, nachdem er Anfangs gerade gerichtet war, nach links ab, um an der linken Seite des Nucleus nach hinten zu verlaufen (S. runcinata fusiformis und costata Thilesii). Endlich kann der Stolo sich spiralig um den Eingeweideknäuel herumwinden (S. democratica mucronata, scutigera confederata und cordiformis zonaria Fig. 574). An diesen langen Stolonen ist dann bereits eine grössere Zahl von Individuen zu erkennen.

Die Beziehungen des Stolo zum Mutterthier, besonders aber die Entstehung der neuen Individuen an ihm selbst ist wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Ausser auf die älteren Arbeiten von Eschricht, Huxley, Leuckart und C. Vogt mussten wir in unserer früheren Darstellung auf diejenigen von Alex. Kowalevky, Todaro, Salensky, Seeliger und Brooks hinweisen. Seitdem ist die grosse Monographie von Brooks, sowie die Darstellung von Korotneff hinzugekommen.

A. Entstehung und Ausbildung des Stolo prolifer.

Die erste Anlage des Stolo tritt in Gestalt eines am Hinterende des Endostyls gelegenen Divertikels der Pharynxwand bereits am Embryo auf; mit ihrem Grösserwerden ist diese Ausbuchtung des Entoderms von einer solchen des Ectoderms begleitet, und mesodermale Theile folgen, so dass der Stolo jetzt ein zapfenförmiges, zwischen dem Endostylende und der Oesophagusmündung liegendes Gebilde darstellt (Fig. 573). Wenn er dann in der schon angedeuteten Weise auswächst, wird er von der Substanz des Cellulosemantels umgeben und es bildet sich in diesem eine den Stolo beherbergende Höhle (Fig. 574), die später nach aussen durchbricht, so dass der Stolo schliesslich frei am Salpenkörper vorragt und die reif gewordenen Individuen zur Ablösung gelangen können.

Der junge zapfenförmige Stolo besteht aus einer Aussenschicht, der directen Fortsetzung des mütterlichen Ectoderms, sowie aus dem, als Ausstülpung der Kiemenhöhlenwand entstandenen Entodermsäckchen, welches somit den entsprechenden Bildungen anderer Tunicaten und besonders dem Entodermrohr, Entoderm- oder Endostylfortsatz der Pyrosomen gleich zu setzen ist. Weniger einfach gestaltet sich der Vergleich hinsichtlich der zwischen Ectoderm und Entoderm liegenden Gebilde. Jedenfalls sind die Meinungen der Autoren hierüber sehr getheilt, und so werden für ihre Entstehung sowohl die

---

[1]) Die Nomenclatur der Salpen-Genera und Arten betreffend, erscheint uns die Verwendung der von den betr. Autoren gebrauchten Namen richtiger und weniger verwirrend, da anderenfalls der Vergleich dieser an und für sich recht schwierigen Verhältnisse mit der von den einzelnen Autoren gegebenen Darstellung sehr erschwert wird. Eine Zusammenstellung der hauptsächlich in Frage kommenden Artnamen gab Heider in seiner Abhandlung zur Embryonalentwicklung von Salpa fusiformis.

entsprechenden Organe des Mutterthiers, wie auch die einzelnen Schichten des Stolo selbst in Anspruch genommen.

In eine gewisse Uebereinstimmung lassen sich die von Todaro und Seeliger geäusserten Anschauungen bringen, indem nach ihnen die zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Zellenstränge oder Röhren

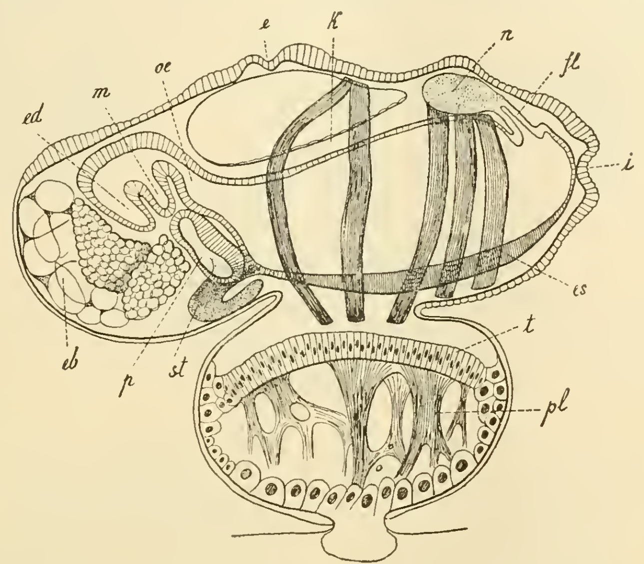
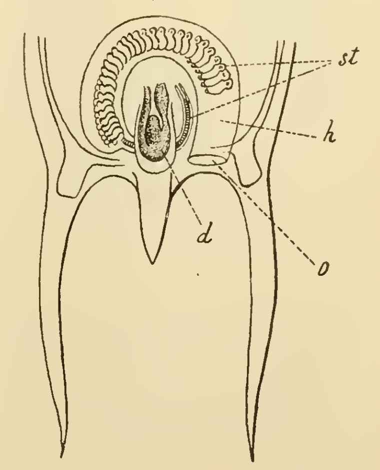


Fig. 573. Späteres Embryonalstadium von Salpa democratica mucronata. (Nach Salensky, 1876.)

e Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *el* Eläoblast, *es* Endostyl, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Magendivertikel, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialsack, *pl* Placenta, *st* Stolo, *t* sog. Dach der Placenta.

durch Sonderung aus einer zwischen dem äusseren und inneren Blatt des jungen Stolo liegenden Zellenmasse entstehen; hinsichtlich der Herkunft dieser Zellenmasse sind aber die genannten beiden Autoren verschiedener Meinung. Nach Todaro rührt sie von grossen, der Placentarmembran entstammenden Zellen her, die durch fortgesetzte Theilungen die Mesodermzellen liefern, während Seeliger die letzteren durch Einwanderung aus der Leibeshöhle des Mutterthiers in den Stolo gelangen lässt. In diesem häufen sie sich zu einer ziemlich compacten, das Entodermrohr



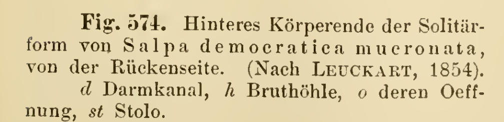


Fig. 574. Hinteres Körperende der Solitärform von Salpa democratica mucronata, von der Rückenseite. (Nach Leuckart, 1854).

d Darmkanal, *h* Bruthöhle, *o* deren Oeffnung, *st* Stolo.

umgebenden Masse an, und aus ihr sondern sich dann die noch zu erwähnenden Zellstränge („Cloakenröhren“, Genitalstrang und auch das

Neuralrohr), bei welchem Vorgang dem vierkantigen Entodermrohr ein die Zertheilung fördernder Einfluss zugeschrieben wird (Fig. 575 *A*).

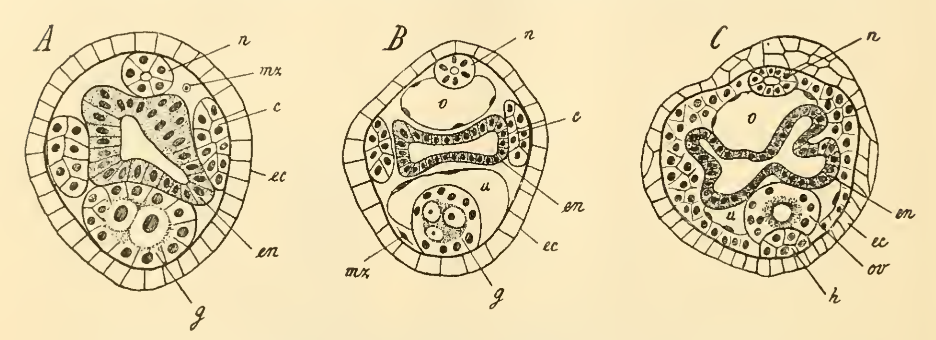


Fig. 575. Querschnitte durch den Stolo von Salpa democratica mucronata in aufeinander folgenden Stadien der Ausbildung. (Nach Seeliger, 1885.)

c Cloaken- (Peribranchial-)Stränge, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang, *h* Hodenanlage, *mz* Mesenchymzellen, *n* Neuralrohr, *o* oberer Blutsinus, *ov* Ovarialanlage, *u* unterer Blutsinus.

Kowalevsky liess die Cloaken- oder Peribranchialröhren als Divertikel direct von der Cloake des Mutterthirs auswachsen, nach Salensky hingegen entstehen sie als Ausstülpungen des Pericardialsäckchens. Nach Korotneff's Darstellung liefert dieses letztere jedoch nicht die Peribranchialröhren, sondern vielmehr den sog. Pericardialstrang, die ersteren aber entstehen im Zusammenhang mit dem Entodermrohr, während das Nervensystem vom Entoderm und der Genitalstrang vom Mesoderm gebildet wird. Für das Verständniss dieser Vorgänge ist es übrigens nöthig, zunächst die Zusammensetzung des Stolo selbst kennen zu lernen.

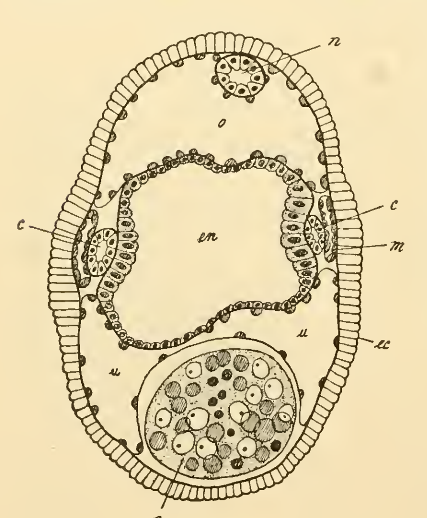


Fig. 576. Querschnitt eines jungen Salpenstolo. (Nach Brooks, 1893.)

c Cloaken- (Peribranchial-)Röhren, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang. *m* „Muskelröhren", *n* Neuralrohr, *o* oberer, *u* unterer Blutsinus.

Nach der für die Pyrosomen gegebenen Darstellung bietet der Salpenstolo kein wesentlich neues Bild (Fig. 563, p. 766). In der Leibeshöhle, welche als directe Fortsetzung derjenigen des Mutterthieres erscheint, liegen zunächst vier regelmässig angeordnete Stränge, ventral der Genitalstrang, dorsal der Neuralstrang, zu beiden Seiten die Peribranchialstränge (Cloakenstränge oder Perithoracalstränge), wie dies am besten auf Querschnitten durch die entsprechenden jüngeren Entwicklungszustände des Stolo zu erkennen ist (Fig. 575 *A* u. *B*, Fig. 577 *A*). Die im dorsalen und den beiden seitlichen Zellsträngen

auftretenden Hohlräume lassen sie bald als Röhren (Neuralrohr u. Peribranchial- bezw. Cloacalröhren) erscheinen (Fig. 575 u. 576). Nach den von BROOKS gemachten Beobachtungen kommt nach aussen von den Peribranchialröhren, zwischen diesen und dem Ectoderm gelegen, noch ein weiteres Paar von Strängen oder Röhren hinzu, welches er der späteren Bestimmung nach als „Muskelröhren" bezeichnete (Fig. 576), während KOROTNEFF diese auch von ihm aufgefundenen Stränge, der dafür angegebenen Bildungsweise entsprechend, als Pericardialstränge anspricht (Fig. 577), vorausgesetzt, dass es sich dabei um eine paarige Bildung handelt, wie aus der Figur hervorzugehen scheint.

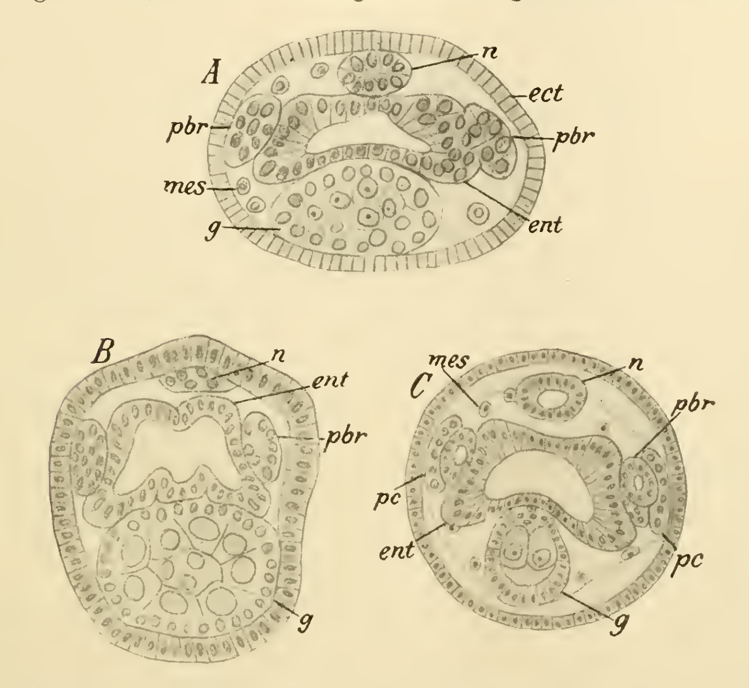


Fig. 577 *A—C*. Querschnitte des Stolo *A* von Salpa democratica, *B* von S. zonaria, *C* von S. fusiformis. (Nach KOROTNEFF, 1895.)

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *g* Genitalstrang, *mes* Mesodermzellen, *n* Nervensystem, *pbr* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialstränge (ob beide diese Bedeutung haben, erscheint zweifelhaft).

Die Leibeshöhle enthält einzelne Mesenchymzellen verstreut; indem sich ihr dorsaler und ventraler Abschnitt mit einem Endothel auskleiden, kommen zwei röhrenartige Blutbahnen, der „obere und untere" Blutsinus zu Stande (Fig. 575 u. 576). Beide gehen am distalen Ende des Stolo in einander über, da das Entodermrohr nicht ganz bis zu dessen Spitze reicht und der Blutstrom circulirt somit in beiden Bahnen in entgegengesetzter Richtung.

Bezüglich der Entstehung der im Stolo enthaltenen Organanlagen ist dem vorher Mitgetheilten noch hinzuzufügen, dass der Genitalstrang jedenfalls dem Mesoderm entstammt, worin ebenso wie hinsichtlich der Herleitung des Entodermrohres unter den Autoren eine ziemliche Uebereinstimmung besteht, was sich leider von den übrigen Organanlagen nicht

sagen lässt. Wie schon erwähnt, ist ihre Entstehungsweise recht verschieden gedeutet worden, so ist Korotneff geneigt, dem Entoderm eine besonders wichtige Rolle zuzuschreiben.

Während man es nach den vorhandenen Angaben und nach der zuletzt auch von Brooks in seiner Monographie (1893) vertretenen Anschauung im Ganzen für wahrscheinlich halten musste, dass das Nervenrohr ectodermaler Natur sei, wurde es von Seeliger auf das Mesoderm zurückgeführt, aber auch nach Korotneff soll es aus dem Ectoderm hervorgehen, indem es sich von diesem als eine rundliche, sich später in die Länge streckende Zellgruppe sondert.

Vom Entoderm werden, wie schon erwähnt, nach Korotneff's Darstellung auch die Peribranchialstränge geliefert. Dies soll dadurch geschehen, dass in der Gegend, wo das Entodermrohr vom Ectoderm durch die Genitalanlage geschieden ist, eine entodermale Wucherung auftritt, die sich durch Schwinden der Begrenzungslinie, Austreten der Zellen aus dem entodermalen Epithel und Bildung einer besonderen Zellgruppe zu erkennen giebt, welche später in die Länge wächst und dadurch zum Peribranchialstrang wird. Die zweite Peribranchialröhre entsteht nach Korotneff auf entsprechende Weise, aber etwas später als die erste (Fig. 577 *A*). Wie lange der Zusammenhang mit dem Entodermrohr bestehen bleibt und inwieweit dieses noch fernerhin Zellenelemente an die Peribranchialstränge abgiebt, ist aus jener Darstellung nicht zu ersehen. Uebrigens war Brooks (1893) eher geneigt, die Peribranchialröhren oder Perithoracalröhren, wie er sie nennt, auf das Ectoderm zurückzuführen, mit dem er sie an der Basis junger Stolonen in enger Verbindung fand, so dass die Zellenelemente des Peribranchialstrangs direkt in diejenigen des Ectoderms übergingen. Mit Sicherheit entscheiden konnte er allerdings die Frage in diesem Sinne nicht, und wie in anderen Punkten bleibt die Differenz der Anschauungen vorläufig auch in diesem bestehen, zumal die Peribranchialstränge von anderer Seite (Seeliger) auch auf das Mesoderm zurückgeführt worden waren.

Ein Pericardialstrang (Pericardialröhre) soll nach Korotneff einfach dadurch zu Stande kommen, dass sich vom Pericardium des Mutterthiers ein entsprechender Divertikel in den jungen Stolo erstreckt. Der Vorgang vollzieht sich so, dass gegenüber der Stelle, an welcher das Herz mit dem Pericardialsack verbunden ist, die Ausstülpung der Pericardialwand erfolgt und ein röhrenförmiger Auswuchs in den Stolo eindringt (Fig. 578), wo er sich den Peribranchialröhren aussen anlegt (Fig. 577 *C*, nach Korotneff u. Fig. 576, nach Brooks). Nach der von Korotneff gegebenen bildlichen Darstellung würde freilich die Höhlung des Divertikels anscheinend nicht immer erhalten bleiben (Fig. 577 *C*), wie er ja auch von einem Pericardialstrang spricht.

Das Eindringen eines Pericardialdivertikels in den Stolo wurde auch von Brooks (1893) beobachtet und anschaulich dargestellt, doch bringt er es einfach zur Mesodermbildung innerhalb des Stolo in Beziehung und legt auf die Ausbildung einer Pericardialröhre oder eines solchen Stranges im Stolo kein besonderes Gewicht.

Die vorstehende Darstellung von der Entstehung der Bestandtheile des Salpenstolo erfreut sich keiner grossen Klarheit, wie man sieht, aber bei den einander widersprechenden Angaben der Autoren ist dies nicht anders möglich, und es ist zu wünschen, dass die Schwierigkeiten, welche der Untersuchung dieser Objecte entgegenstehen, behoben werden könnten. Einstweilen scheint es, als ob die im Stolo enthaltenen Organe zum

Theil durch directes Auswachsen von den Organen des Mutterthieres entstehen (Entodermrohr, Pericardialröhren), zum Theil aber erst durch Differenzirung der im Stolo befindlichen Stränge gebildet werden (Peribranchialröhren, Nervensystem). Bei dem Genitalstrang erscheinen gewissermassen beide Bildungsweisen vereinigt.

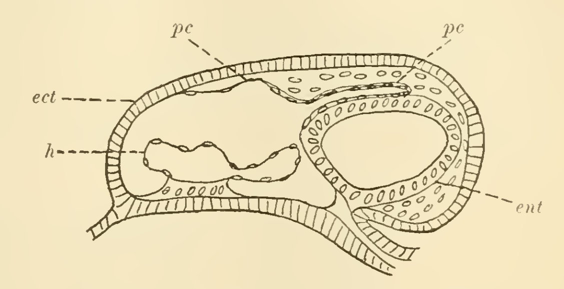


Fig. 578. Schnitt durch den in Verbindung mit dem Mutterthier stehenden jungen Stolo von *Salpa democratica*, um die Ausstülpung zur Bildung des Pericardialrohrs (*pc*) zu zeigen, *h* Herz, *ent* Entodermrohr, *ect* Ectoderm. (Nach KOROTNEFF, 1895.)

Die genannten, den Stolo zusammensetzenden Theile stehen in bestimmten Beziehungen zu den in den Knospen zur Ausbildung kommenden Organen, wie besonders BROOKS dies feststellte. Das Ectoderm liefert die Körperdecke der Kettensalpen, d. h. das Körperepithel und den Cellulosemantel, sowie die Theile, durch welche sie unter einander verbunden sind. Aus dem Nervenrohr entsteht das Ganglion und die Flimmergrube. Die seitlichen Partien des Entodermrohres lassen die entsprechenden Hälften der Athemhöhle (des „Pharynx") aus sich hervorgehen, während der Oesophagus, Magen und Darmkanal aus der rechtsseitigen Partie des Entodermrohrs entsteht. Die Peribranchialröhren liefern die Cloakenhöhle und die Cloakenpartie der zwei Kiemenspalten, durch welche sie mit der Athemhöhle in Verbindung steht. Die Pericardialstränge und Mesenchymzellen geben gewiss dem Pericardium, dem Herzen, der Musculatur, dem Eläoblast und den mesenchymatischen Elementen der Kettensalpen ihren Ursprung; die Bluträume gehen in deren Leibeshöhle über. Aus dem Genitalstrang entwickeln sich die Eier mit ihren Follikeln, sowie die Hoden und Ausführungsgänge, soweit sie in Betracht kommen.

Die Sonderung der Organabschnitte für die einzelnen Knospen erfolgt dadurch, dass die den Stolo durchziehenden Stränge in entsprechender Weise eingeschnürt werden. Dies geschieht schon verhältnissmässig früh und führt zu einer Trennung der betreffenden Abschnitte beim Neuralrohr und Genitalstrang, sowie bei den Peribranchial- und Pericardialröhren, während das Entodermrohr und besonders die Ectodermdecke noch lange im Zusammenhang bleiben und somit verbindende Brücken zwischen den einzelnen Individuen der Salpenkette darstellen.

B. Die Knospenbildung am Stolo.

Schon für die Pyrosomen wurde gezeigt, wie die einzelnen Individuen durch eine Gliederung am Stolo entstehen und auf diese Weise Ketten von mehreren hinter einander liegenden Individuen zu Stande kommen (Fig. 559, p. 764 u. Fig 564, p. 767). Bei den Salpen ist der Vorgang ein ähnlicher, wie schon aus dem über die weitere Umbildung der im Stolo enthaltenen Organstränge Mitgetheilten hervorgeht. Seitlich am Stolo treten in gleichen Abständen hinter einander

liegende Falten auf, die sich dorsal- und ventralwärts ausbreiten und somit als ringförmige Einschnürungen erscheinen (Fig. 579 *A* u. *B*, Fig. 580). Indem sie weiter nach innen vordringen, führen sie zu der schon erwähnten Zerlegung des Nerven- und Entodermrohrs, der Peribranchial- und Pericardialstränge, sowie des Genitalstranges in je ein Ganglion, eine Genitalanlage, ein Entodermsäckchen, ein Paar von Peribranchialbläschen u. s. f. (Fig. 579 *A*—*C*). Damit sind die Hauptbestandtheile der Individuen gegeben, die sich nun gegen das freie Ende des Stolo hin weiter differenziren und zu bedeutenderer Grösse heranwachsen. Dies geschieht so, dass von der grossen Zahl der Individuen, welche an einem Stolo entstehen, eine gewisse Anzahl sich in einem ungefähr gleichen Entwicklungszustand befindet. Auf einen

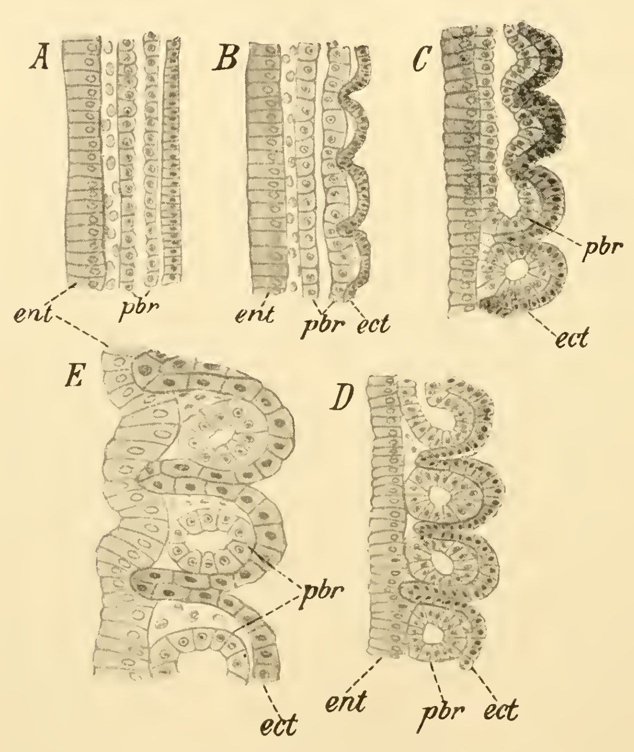


Fig. 579. Frontalschnitte durch einen Theil des Stolo von Salpa pinnata, um das Auftreten der von aussen nach innen vordringenden Falten zu zeigen, wenig verändert und ergänzt. (Nach Brooks, 1893.)

A die rechte Seite des Stolo ohne Einschnürungen, *B* mit beginnender Faltenbildung, *C*—*E* weiteres Vordringen der Falten nach innen und Abschnüren der Peribranchialsäckchen.

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, rechts davon verstreute Mesodermzellen, *pbr* Peribranchialröhre, bezw. die daraus hervorgehenden Abschnitte.

solchen Satz von etwa 50—100 Individuen, der dem distalen Stoloende angehört, folgt ein Satz jüngerer, weniger weit entwickelter Blastozoide, und darauf ein anderer, mehr gegen die Basis des Stolo hin gelegener, dessen Individuen noch weiter in der Entwicklung zurück sind als die des vorigen (Fig. 581).

Die Zahl der Blastozoide am Stolo und innerhalb der einzelnen Sätze ist bei den verschiedenen Salpenarten, aber auch bei derselben Art eine verschiedene; so bringt S. democratica gewöhnlich drei bis vier Sätze von je 40 bis 65 Individuen hervor, deren Zahl am Stolo zwischen 200 und 250 schwankt. Aehnlich verhält sich S. pinnata, während die Individuenzahl bei S. cylindrica weit grösser wird. Bei dieser Art können 200 Blastozoide in einem Satze vorhanden sein, und da der Stolo aus drei bis vier Sätzen besteht, so kann die Gesammtzahl der Individuen am Stolo 600 bis 800 ausmachen (LEUCKART, SEELIGER, BROOKS).

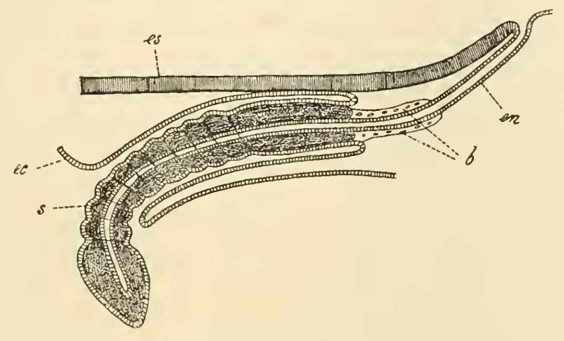


Fig. 580. Stolo prolifer einer Salpe. (Nach TODARO.)
b Blutgefässe des Stolo, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *es* Endostyl des Mutterthieres, *s* Stolo.

Innerhalb der einzelnen Sätze können die mehr distal gelegenen vor den proximalen Individuen durch weiter fortgeschrittene Entwicklung ausgezeichnet sein; ausserdem können zwischen diesen Sätzen Blastozoide liegen, die sich durch ihre Entwicklungshöhe als Uebergänge zwischen zwei benachbarten Sätzen zu erkennen geben. Daher kommt es, dass die einzelnen Sätze doch nicht so ganz scharf von einander unterschieden sind.

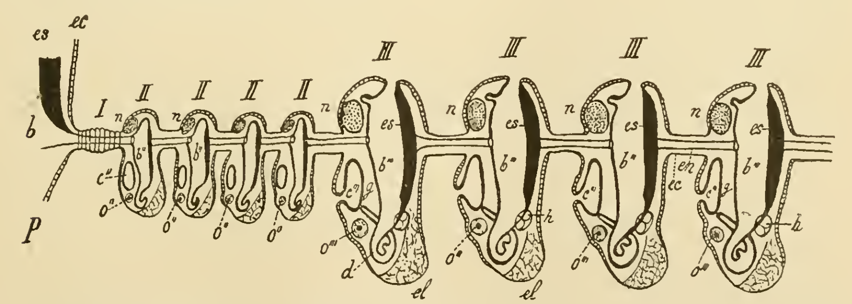


Fig. 581. Salpenstolo in schematischer Darstellung mit stark verringerter Individuenzahl und ohne die secundäre Lageveränderung der Blastozoide. (Nach BROOKS, 1893.)
P Mutterthier (Solitärform), *I* erster, *II* zweiter, *III* dritter Satz der Blastozoide, *b b'' b'''* Kiemenhöhle (Pharynx), *c'' c'''* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (der Verbindungsstränge), *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *n* Nervensystem, *o'' o'''* Ovarium.

In dem von BROOKS entworfenen Bild (Fig. 581) sind alle Blastozoide der Kette so orientirt, dass sie eine Reihe hinter einander

liegender Individuen darstellen, deren Ventralseite gegen das freie Ende des Stolo gerichtet ist, während die Dorsalseite nach dessen Basis hin sieht; ihre rechte und linke Seite entsprechen dabei denselben Regionen des Stolo, das Oralende der Blastozoide liegt über seiner Neuralseite, das aborale Ende unter seiner Genitalseite (Fig. 581). Diese mit der Lage des Mutterthieres übereinstimmende Orientirung der jungen Blastozoide entspricht also wie ihre Entstehung den von den Pyrosomen mitgetheilten Verhältnissen. Die Lage ihrer Blastozoide in der freilich viel kürzeren und individuenärmeren Kette wird sich auf ungefähr dieselbe Weise kennzeichnen lassen, wie es soeben für die jungen Individuen der Salpenkette geschah. Zum Vergleich verweisen wir, wie in der früher gegebenen Darstellung (Spec. Theil), auf das ebenfalls von Brooks entworfene Constructionsbild der Pyrosomenkette, aus welchem sich die übereinstimmenden Züge ohne Weiteres entnehmen lassen (Fig. 582, sowie Fig. 559 u. 564, p. 764 u. 767).

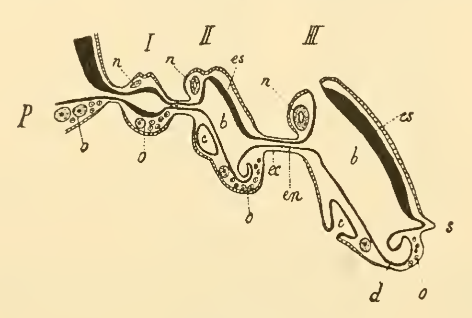


Fig. 582.

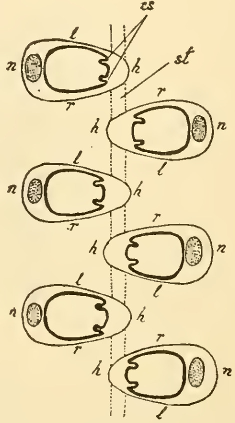


Fig. 583.

Fig. 582. Schematischer Längsschnitt des Stolo von *Pyrosoma*. (Im Anschluss an Huxley und Kowalevsky nach Brooks.)

P Mutterthier, *I*, *II*, *III* das 1., 2. und 3. Blastozoid, *b* Athemhöhle (Pharynx), *c* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm des Verbindungsstrangs, *en* dessen Entoderm, *es* Endostyl, *n* Nervensystem, *o* die Abschnitte des Genitalstranges in den Blastozoiden, *s* der junge Stolo des ältesten Blastozoids.

Fig. 583. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der Blastozoide am Salpenstolo.

es Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite der Blastozoide, *l* linke Seite, *n* Nervensystem, sowie Neural- oder Dorsalseite der Blastozoide, *r* deren rechte Seite, *st* Stolorest.

Nun ist aber die mit den Pyrosomen übereinstimmende Orientirung der Blastozoide an der Salpenkette keine bleibende, sondern sie erfährt in verschiedener Hinsicht eine Veränderung. Aus der einreihigen Kette, deren Individuen unter sich und mit dem Mutterthier eine gemeinsame Medianebene haben, wird eine zweireihige Kette mit alternirend gestellten Blastozoiden (Fig. 583). Unter gleichzeitiger Rotation von etwa 90° um die eigene Längsaxe hat eine seitliche Verschiebung der einzelnen Individuen stattgefunden, welche dazu führte, dass die Blastozoide nicht nur alternirend, sondern auch in einer von früher ganz abweichenden Orientirung aufgestellt sind. Letztere ist so, dass in der jetzt vorhandenen rechten und linken Reihe von Individuen diese ihre Ventralseiten einander zukehren, während die Dorsalseiten nach aussen gerichtet sind; die linke Seite der rechts gelegenen und die rechte Seite der links gelegenen Individuen ist gegen die Basis

des Stolo (in der Fig. 583 nach oben) gewendet. Die Medianebene der Blastozoide fällt mit der des Stolo und Mutterthieres nicht mehr zusammen, sondern ist jetzt zu ihr vertical gestellt (Fig. 583).

Brooks versucht den etwas complicirten und nicht am ganzen Körper der Blastozoide gleichzeitig ablaufenden Vorgang durch den Vergleich mit einer Reihe hinter einander aufgestellter Soldaten zu veranschaulichen, deren Gesichter nach derselben Richtung gewendet sind. Wenn die Soldaten nun auseinander treten, so dass sie abwechselnd nach rechts und links zu stehen kommen und ausserdem von jedem eine halbe Wendung ausgeführt wird, in Folge deren die Gesichter gegen einander gerichtet sind, so hat man die derzeitige Stellung der Blastozoide in der Salpenkette (Fig. 583 u. Fig. 584).

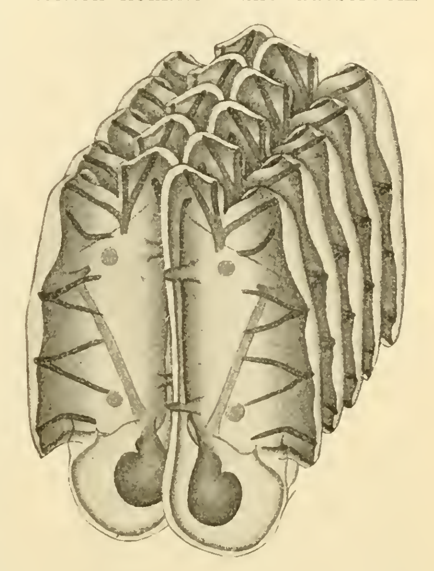


Fig. 584. Ein Stück der ausgewachsenen Kette von S a l p a s c u t i g e r a mit 10 Blastozoiden, um deren zweireihige Anordnung und die Stellung der Individuen gegen einander zu zeigen. (Nach Brooks, 1893.)

Aber wie schon angedeutet, vollzieht sich die Verschiebung und Drehung nicht am ganzen Körper der Blastozoide gleichzeitig, und an das Obige anschliessend, kann dieses Verhalten auf die Weise erläutert werden, dass die Individuen an Umfang zunehmen, wodurch sie in Folge des gegenseitigen Druckes aus ihrer Stellung herausgedrängt wurden. Das geschah zuerst in der „Kopfpartie", so dass ihre „Köpfe" bereits zwei Reihen bilden, während die „Füsse" noch in e i n e r Reihe hinter einander stehen. Andererseits aber beginnt die R o t a t i o n zuerst am „Fusstheil" und setzt sich allmählich auf den übrigen Körper fort, so dass der „Kopf" zuletzt gedreht wird. Es ist dabei zu beachten, dass alle diese Vorgänge sich gleichzeitig abspielen und während der Lageveränderung der Blastozoide ihr sehr erhebliches Wachsthum, sowie die äussere und innere Ausgestaltung ihres Körpers erfolgt.

C. Die weitere Ausbildung der Blastozoide.

Für das Verständniss der Ausbildung der Blastozoide und ihre Beziehung zum Stolo und seinen Bestandtheilen ist die Kenntniss der Lageverschiebung und Rotation der Knospen von grosser Bedeutung, weshalb eine kurze Characteristik dieser noch näher zu besprechenden Vorgänge bereits vorausgeschickt werden musste. Wie schon in unserer früheren Darstellung bemerkt wurde, fehlte denjenigen Autoren, die sich, wie Salensky und Seeliger, mit der Organentwicklung bei der Knospung beschäftigten, die Kenntniss dieser Vorgänge, wodurch die Auffassung der weiteren Knospenentwicklung wesentlich beeinflusst werden musste. Der Unterschied in der Auffassung der Be-

ziehung der Knospen zum Stolo besteht darin, dass sie (entsprechend der früheren Annahme) nach den Seiten hin auseinander rücken, wobei der Rücken des Blastozoids aus der einen Stoloseite entsteht, die Bauchfläche aber aus der entgegengesetzten Seite hervorgeht (Salensky, Seeliger). Nach der neueren Auffassung hingegen werden die rechte und linke Stoloseite zu den entsprechenden Körperseiten der Blastozoide, indem die von der Orientirung des Mutterthieres und Stolos abweichende Lagerung erst später eintritt (Brooks). Dies muss aber naturgemäss für die Herleitung der Organe der Blastozoide von denen des Stolo von Bedeutung sein.

Bei der **Ausbildung der Organe** sind die Umwandlungen besonders augenfällig, die das Entodermrohr des Stolo erfährt. An Querschnitten lässt es schon bald eine obere und untere, sowie zwei seitliche Einbuchtungen erkennen (Fig. 575 u. 577), wie dies in ähnlicher Weise auch für die Pyrosomen angegeben wurde (Fig. 563, p. 766). Durch weiteres Auswachsen der beiden oberen und unteren Zipfel erhält das Entodermrohr dann eine (im Querschnitt) **H**-förmige Gestalt (Fig. 585 *A*). Es sind die Pharyngealsäcke, d. h. die rechte und linke Hälfte des späteren **Athemraumes (Pharynx)**, die sich nach oben und unten hin ausbreiten (Fig. 585 *B*). Ihre oberen Theile legen sich an einander und vereinigen sich ventral vom Ganglion in der Mittellinie, um hier den oralen Theil des Pharynx zu bilden (Fig. 585 *C*). Ganz vorn verschmilzt die Entodermlamelle später mit dem Ectoderm zur Bildung der Mundöffnung (Ingestionsöffnung, Fig. 586 *B*).

Auch die aboralen Theile der Pharyngealsäcke wachsen (nach unten hin) weiter aus, nähern sich dadurch ebenfalls einander und verschmelzen in der Mittellinie, wodurch die aborale Partie des Pharynx entsteht (Fig. 585 u. 586). Die den oralen und aboralen Pharynxraum trennenden Theile treten immer mehr zurück, so dass schliesslich ein gemeinsamer, weiter Raum zu Stande kommt, der sich durch den Mund nach aussen öffnet und durch kurze Verbindungsröhren mit dem in der Kette vorangehenden und nachfolgenden Blastozoid communicirt (Fig. 581, u. 596).

Der **Endostyl** scheint sich an der distal gelegenen (ventralen) Seite des Blastozoids durch zwei nach innen vorspringende Längsfalten des entodermalen Pharyngealsackes zu bilden, die eine längsverlaufende Rinne einschliessen.

Der **Oesophagus, Magen und Darmkanal** werden zuerst in Form eines kurzen Divertikels am Hinterende des rechten Pharyngealsackes angelegt (Fig. 585 *A* u. *B*). Indem es am blinden Ende anschwillt und länger wird, von der Ventralseite der Anschwellung aber ein neues Divertikel auswächst, kommen an ihm der Oesophagus, Magen und Darmkanal zur Differenzirung (Fig. 585 *C* u. *D*). Das den Darmkanal darstellende Divertikel biegt nach vorn und dorsalwärts um, worauf es sich später mit der Cloakenblase vereinigt und in diese einmündet (Fig. 586 *A* u. *B*).

Die **Peribranchial-, Perithoracal- oder Cloakalblasen,** die durch Zertheilung der entsprechenden Röhren des Stolo entstanden (Fig. 579), rücken mit den nach hinten auswachsenden Pharyngealtaschen abwärts und liegen hier an deren Dorsalseite (Fig. 585 *A* u. *B*). Jede von ihnen verschmilzt mit der Dorsalwand des Pharyngealsackes und öffnet sich in ihn, wodurch die beiden Kiemenspalten gebildet werden. Wie man aus den Fig. 585 *C*, *D* und Fig. 586 *A*

erkennt, in denen sie durch punktirte Linien angegeben sind, erweitern sich beide Oeffnungen bald sehr beträchtlich, so dass sie sich über einen erheblichen Theil der Dorsalfläche ausbreiten und hier von der aboralen Partie des Pharynx nur ein längs gerichteter Streifen übrig bleibt (Fig. 586 *B*).

Ausserdem geht von jeder Peribranchialblase, nachdem die Vereinigung mit dem Pharyngealsack erfolgt ist, ein gegen die dorsale

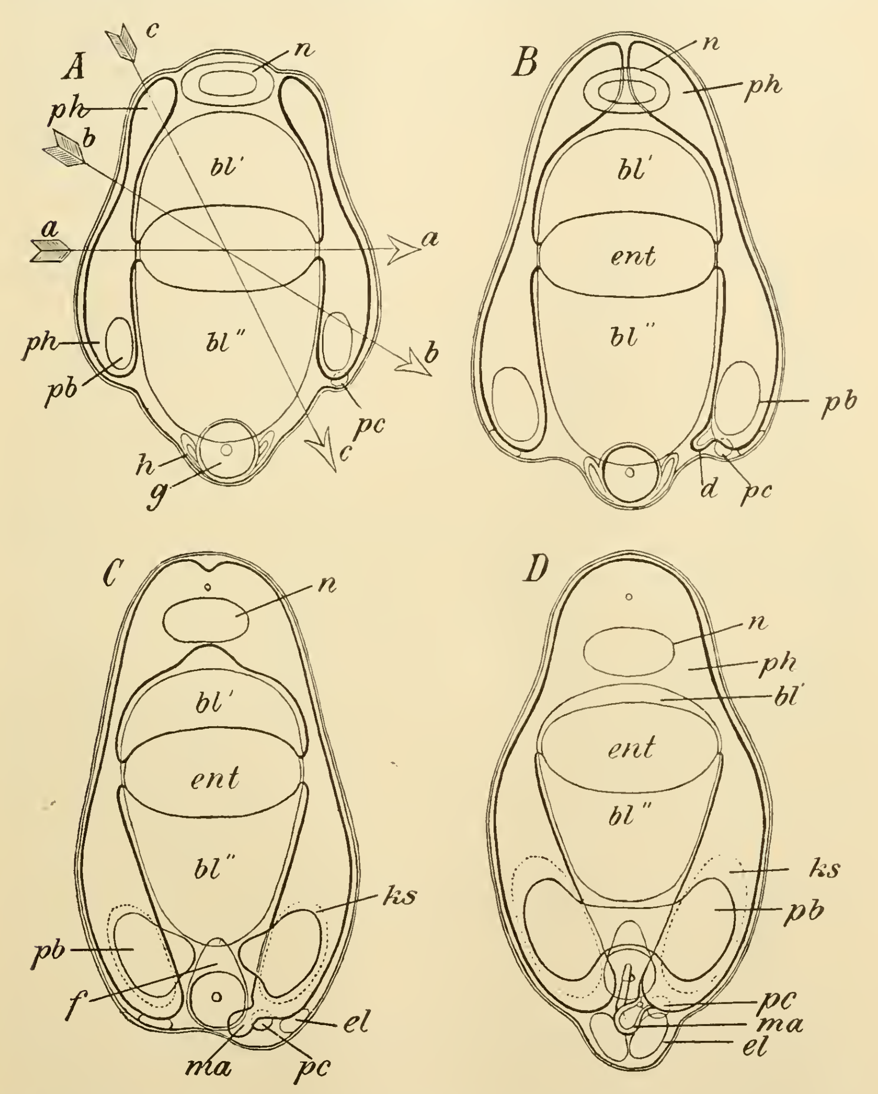


Fig. 585. *A—D* Blastozoide der Salpenkette in verschiedenen, aufeinander folgenden Stadien der Entwicklung. (Schematische Darstellung nach BROOKS, 1893.)

bl' und *bl''* oberer und unterer Blutsinus, *d* Darmkanal, *el* Eläoblast, *ent* Entodermrohr, *f* Follikel, *g* Genitalstrang (Ovarium), *h* Hoden, *ks* Kiemenspalten (durch punktirte Linien angegeben), *ma* Magen, *n* Neuralrohr, *pb* Peribranchialbläschen und ihre Vereinigung zur Bildung der Cloake in *D*, *pc* Pericardialbläschen, *ph* Pharyngealtaschen.

Bezüglich der Pfeile *aa, bb, cc* ist p. 794 zu vergleichen.

Mittellinie gerichtetes Divertikel aus (Fig. 585 *C*), welches sich mit dem der anderen Seite zur Bildung der **Cloake** vereinigt (Fig. 585 *D*, Fig. 586 *A* u. *B*). In diese öffnet sich dann, wie schon gezeigt wurde, der Enddarm.

Bald nachdem die Cloake gebildet wurde, verschmilzt ihre dorsale Wand in der Mittellinie mit dem Ectoderm; hier erfolgt dann der Durchbruch nach aussen und die Cloakenöffnung **(Egestionsöffnung)** ist auf diese Weise gebildet (Fig. 586 *B*).

Die **Kieme** entspricht in der Lage jenem schon vorerwähnten Längsstreifen der Dorsalseite (Fig. 586 *B*, *k*) und Brooks characterisirt sie einfach als denjenigen Theil der Leibeshöhle, welcher ventral von der Dorsalwand des Pharyngealsackes, dorsal von der Ventralwand der Cloake und an den Seiten von den Kiemenspalten begrenzt wird (Fig. 586 *B*).

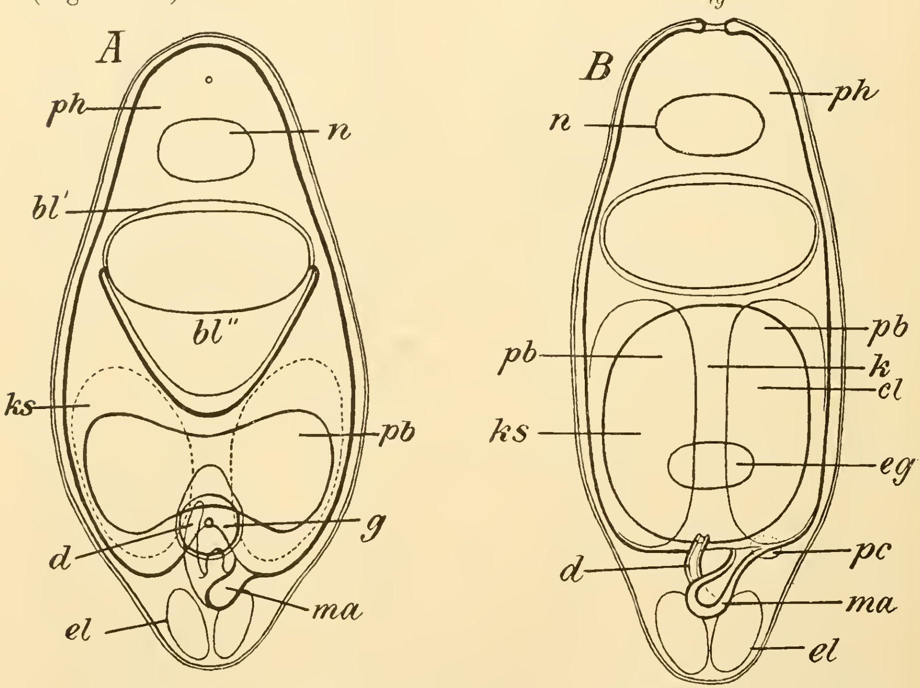


Fig. 586. *A* u. *B* etwas ältere Blastozoide in zwei aufeinander folgenden Stadien der Entwicklung, im Anschluss an diejenigen der Fig. 585 *A*—*D*. (Schematisirt nach Brooks, 1893.)

cl Cloake, *eg* Egestionsöffnung, *ig* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *ks* Kiemenspalten. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 585 *A*—*D*.

Die durch Zerfall des Neuralrohrs enstandenen Bläschen sind im Vergleich mit dem **Centralnervensystem** des ausgebildeten Thieres sehr umfangreich (Fig. 585 *A*, *n*). Wie schon erwähnt, vereinigen sich die Pharyngealsäcke bei ihrem Auswachsen an seiner Ventralseite (Fig. 586 *A* u. *B*), so dass von jetzt an das Ganglion seine Stellung in der dorsalen Mittellinie am Oralende des Pharyngealsackes einnimmt. Diese Lage bewahrt es jedenfalls während der bisher beschriebenen Entwicklungsvorgänge, doch verliert es seine Höhlung und wird zu einer soliden Zellenmasse.

Nach der von SEELIGER gegebenen Darstellung theilte sich die Ganglienanlage durch das Auftreten einer Querfurche in zwei hinter einander liegende Partien, die sich später trennen und von denen die vordere eine Verbindung mit der Wand und Höhle des Pharyngealsackes gewinnen sollte, um auf diese Weise die **Flimmergrube** entstehen zu lassen, wie dies in entsprechender Weise für die Embryonalentwicklung angegeben wurde (SALENSKY). BROOKS hingegen vermag sich dieser Auffassung nicht anzuschliessen, sondern nach seinen Beobachtungen entsteht die Flimmergrube unabhängig von der Ganglienanlage als Ausstülpung der dorsalen Pharynxwand. Dann stellt sich wohl nachträglich eine Verbindung zwischen beiden her; jedenfalls entsteht hier an der Ventralseite des hinteren Theils der Ganglienanlage in Form einer Zellenwucherung die **Subneuraldrüse**, während die darüber gelegene, sich nun ebenfalls vergrössernde (dorsale) Partie eben das Ganglion liefert.

Ebenfalls im Zusammenhang mit dem Ganglion, und zwar von seiner Dorsalfläche aus, entsteht das **Auge**, welches in seiner ersten Anlage mit der bei der Embryonalentwicklung übereinstimmt, später aber gewisse Abweichungen zeigt, wegen welcher wir, wie auch hinsichtlich der weiteren Umbildungen des Ganglions, auf die Untersuchungen von SEELIGER, METCALF und BROOKS verweisen. Hier sei nur erwähnt, dass die Augenanlage wie bei der Solitärform zuerst eine hufeisenförmige Gestalt zeigt, diese jedoch bald verliert, ebenso wie sich der Zusammenhang mit dem Ganglion lockert. Das Auge stellt jetzt eine dicke, dicht unter dem Ectoderm liegende Zellenplatte von Scheibenform dar, die durch Fasern mit dem darunter gelegenen Gehirn verbunden ist. Die Zellenplatte erfährt dann gewisse Veränderungen ihrer Lage, Form und Structur, die unter Betheiligung des darüber liegenden Ectoderms zur Ausbildung des Auges (Differenzirung der Retina, Auftreten des Pigments etc.) führen.

Das **Pericardium** tritt (nach BROOKS' Darstellung) schon früh als ein geschlossenes Bläschen am aboralen Ende der rechten Pharyngeal- und auch Peribranchialblase auf (Fig. 585 *A* u. *B*). Nach dieser Lage liesse sich vielleicht annehmen, dass es aus dem früher erwähnten Pericardialstrang (Pericardialröhre) des Stolo hervorgeht (Fig. 577 *C*, p. 779). Bei dem Auswachsen der Pharyngealtasche nach hinten wird auch das Pericardialbläschen nach hinten verschoben (Fig. 585 *B* u. *C*). Mit der Bildung des Darmkanals kommt es ventral von diesem zu liegen, um schliesslich seine Lage an der Ventralseite der rechten Pharynxhälfte zu finden (Fig. 586 *B*). Am Pericardialbläschen entsteht das Herz in Form einer Einfaltung der Dorsalwand.

Die Beziehung des Pericardiums im Blastozoid zu dem sogenannten Pericardialstrang im Stolo ist sehr unsicher, wie dieser Strang selbst seiner Herkunft nach recht zweifelhaft ist. Nach der Art seiner Entstehung (vgl. oben p. 779) müsste man einen unpaaren Strang oder vielmehr ein solches Rohr erwarten, doch findet man andererseits wieder paarige Stränge angegeben, die nach ihrer Lage BROOKS' Muskelröhren entsprechen (Fig. 577 *C* u. Fig. 576). Nach seiner eigenen Darstellung könnte das unpaare Pericardialdivertikel noch neben der „Muskelröhre" der rechten Seite vorhanden sein (Fig. 585 *B* u. *C*), doch besteht auch die oben angedeutete Möglichkeit, dass beide mit einander genetisch zu thun haben. Eingehenderes hierüber können wohl erst weitere Studien lehren.

Jene beiden symmetrisch neben den beiden Peribranchialröhren gelegenen Stränge oder Röhren (Brooks' Muskelröhren) sollen zur Bildung des Mesoderms, der Musculatur und des Eläoblast in Beziehung stehen. Jedenfalls geht der **Eläoblast** nach Brooks' Darstellung aus den beiden, am Hinterende der Pharyngealtaschen gelegenen Bläschen hervor, indem diese nach hinten verlagert werden, bis sie zur Berührung gelangen und früher oder später mit einander verschmelzen (Fig. 585 *B—D*), wodurch dann eben der unpaare, median gelegene Eläoblast der Kettensalpe zu Stande kommt.

Von der Eläoblastanlage scheinen zellige Elemente zur weiteren Ausbildung des „Mesoderms" und als Blutzellen abgegeben zu werden. Von jenen paarigen Strängen soll dann ferner die Musculatur herrühren, was man sich wohl so vorzustellen hat, dass die dafür bestimmten Zellen sich als „Mesenchymzellen" loslösen, um sich dann wieder in entsprechender Weise in Strängen und Platten zur Ausbildung der Körpermuskeln anzuordnen.

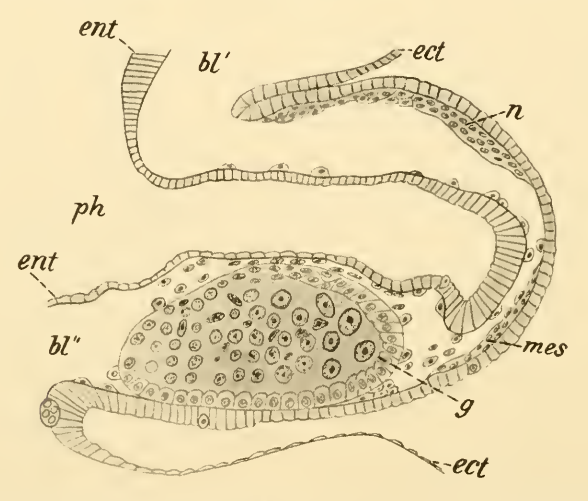


Fig. 587. Junger Stolo eines Embryo von Salpa pinnata. (Nach Brooks, 1893.) *bl'* und *bl''* oberer und unterer Blutsinus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *g* Genitalstrang mit innerer Keimzellmasse und äusserem Epithel, *mes* Mesoderm, *n* Neuralrohr, *ph* Pharynx.

Mesenchymzellen scheinen sich auch an der Bildung des Mantels oder jedenfalls an der Festigung der Körperwand zu betheiligen, indem sie sich dicht an die Aussenwand anlagern. Im Uebrigen wird der **Cellulosemantel,** wie bei den Tunicaten im Allgemeinen, der Hauptsache nach von dem ectodermalen Hautepithel gebildet (man vgl. hierzu Spec. Theil p. 1284).

Im Zusammenhang mit dem Mesoderm ist dann noch der **Blutbahnen,** d. h. jener im Stolo, wie im jungen Blastozoid sehr umfangreichen „Stolohöhlen" Erwähnung zu thun, die mit der Ausbreitung der inneren Organe eine wesentliche Einschränkung erfahren (Fig. 585 *A—D*). In ihnen sind wohl von Anfang an freie Mesenchymzellen vorhanden, zu denen andere hinzukommen, die von den Mesodermsträngen und vom Eläoblast herrühren. Ausserdem ordnen sich die Zellen zur Bildung eines Endothels an der Wandung der Blutbahnen;

die letzteren gewinnen nach Anlage des Herzens eine Communication mit diesem, welche sich aus dessen schon vorher erwähnten Bildungsweise von selbst ergiebt.

Der **Genitalapparat** ist auf den Abschnitt des Genitalstranges zurückzuführen, welcher in das betreffende Blastozoid zu liegen kommt. Dieser Abschnitt ist (mit Ausnahme des Entodermsackes) umfangreicher als die übrigen Theile des jungen Blastozoids, und schon im Genitalstrang selbst lässt sich eine gewisse Differenzirung der Zellen erkennen (Fig. 575 u. 577 *A—C* u. Fig. 576, p. 778, Fig. 585 *A—C*). Man unterscheidet die grösseren, mehr central gelegenen Keimzellen, die sich durch ihren hellen, bläschenförmigen Kern als die späteren Eizellen zu erkennen geben, während die kleineren, in der Hauptsache mehr peripher angeordneten Zellen die Anlage des Follikels darstellen. Diese kleineren Zellen nehmen auch bald eine regelmässige Lagerung an, indem sie eine Epithelschicht in der Umgebung der Zellenmasse bilden (Fig. 587).

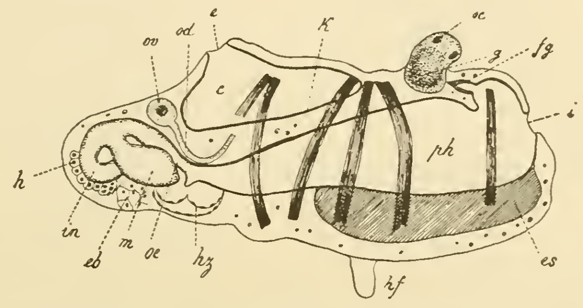


Fig. 588. Ausgebildetes Blastozoid aus dem distalen Abschnitt eines alten Stolo von Salpa democratica mucronata. (Nach SEELIGER, 1885.)
c Cloake, *e* Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hodenanlage, *hf* Haftfortsatz, *hz* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *k* Kieme, *m* Magen, *oc* Auge, *od* Oviduct, *oe* Oesophagus, *ov* Eifollikel, *ph* Pharynx.

Die im Innern gelegenen Keimzellen gelangen nicht alle zur Ausbildung, sondern eine grössere Anzahl von ihnen wird rückgebildet und dient wohl zur Ernährung der übrigen. Während diese vorher in ziemlicher Anzahl über und neben einander gelagert waren, ordnen sie sich nunmehr in der Längsrichtung des Stolo hinter einander an, und wenn die Ectodermeinfaltung zur Sonderung der Blastozoide vor sich geht, gelangen mit dem ellipsoiden Zellencomplex, der die Genitalanlage des einzelnen Blastozoids darstellt, nur wenige von ihnen in das Blastzoid hinein. Aber auch diese werden noch zum Theil zurückgebildet, so dass gewöhnlich nur eine davon zur Ausbildung kommt, d. h. ein Ei liefert.

Die bis jetzt am Hinterende des Blastozoids liegende Genitalanlage (Fig. 585 *A—C*) wird später mehr nach vorn verlagert, so dass sie in der dorsalen Mittellinie etwa über den Enddarm zu liegen kommt (Fig. 585 *D*, Fig 586 *A*). An ihr gehen nunmehr weitere Differenzirungen vor sich, indem sich der Follikel noch mehr ausbildet; von ihm soll sich am Hinterende in Form zweier seitlichen Taschen die Hodenanlage abfalten (Fig. 585 *A* u. *B*); beide bleiben jedoch verbunden und stellen eine einheitliche Zellenplatte dar. Eine weitere, am oberen Theil der Genitalanlage entstehende Falte bildet den Ei-

leiter, der später eine Krümmung erfährt und, sich nach rechts wendend, dort mit dem Epithel der Cloake verschmilzt, um in diese einzumünden (Fig. 588). Auch der Hode, der sich von der übrigen Genitalanlage abtrennen und seine Lage am hinteren Körperende länger bewahren kann, bildet einen Ausführungsgang, der zwischen Magen und Enddarm hindurchtritt, um sich ebenfalls in die Cloake zu öffnen, was auf einer papillenförmigen Erhebung geschieht. In den Anfangstheil dieses Vas deferens münden die Schläuche ein, in welche die Hodenanlage unterdessen zerfallen ist.

D. Die endgültige Ausbildung der Salpenkette und ihrer Individuen.

Nachdem die Entwicklung der Organe in den Blastozoiden besprochen wurde, handelt es sich noch darum, ihre endgültige Ausgestaltung, sowie die mit ihrer **Lageverschiebung und Rotation** zusammenhängenden Aenderungen festzustellen. Es wurde bereits vorher (p. 784) gezeigt, dass die zunächst in einer Reihe hinter einander liegenden Blastozoide, indem sie nach rechts und links auseinanderweichen, eine doppelte Reihe bilden (Fig. 581 u. 583, p. 783 u. 784). Jedes Blastozoid rotirt dabei um seine eigene Axe, so dass die ursprünglich gegen die Basis des Stolo gerichtete Neuralseite der Einzelindividuen nach aussen zu liegen kommt, während jetzt die linke Seite aller rechtsseitig gelegenen Blastozoide, sowie die rechte Seite aller links liegenden Individuen gegen das Basalende des Stolo gewendet ist.

Es konnte bei der vorher von der Entwicklung der Kettensalpen gegebenen Darstellung nicht genügend zum Ausdruck kommen, muss jedoch ausdrücklich betont werden, dass die Lageverschiebung und Rotation der Blastozoide nicht etwa erst nach deren vollendeter Ausbildung erfolgen; vielmehr beginnen sie bereits auf einer frühen Entwicklungsstufe und vollziehen sich mit der fortschreitenden Ausbildung der Blastozoide. Darin liegt eine grosse Schwierigkeit für das Studium und Verständnis dieser Entwicklungsvorgänge, und dies um so mehr, als die Ergebnisse fast nur an Schnitten gewonnen werden können, deren Richtung jedoch in Folge der fortwährend wechselnden Lageveränderung der Individuen ungemein schwer zu bestimmen ist. Diese Schwierigkeit wird noch dadurch erhöht, dass sich die einzelnen Salpenarten in dieser Beziehung different verhalten, indem einige die ursprüngliche Lage schon früher aufgeben, andere sie hingegen etwas länger bewahren. Letztere sind dann immerhin noch leichter verständlich, wie es für S. africana gilt, während dies z. B. bei S. cylindrica und besonders bei S. pinnata weit weniger der Fall ist (W. K. Brooks).

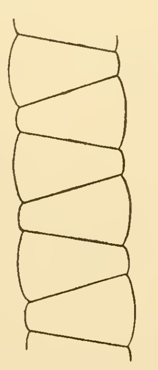


Fig. 589. Verlauf der Querfurchen des jungen Salpenstolo in schematischer Darstellung, von oben gesehen.

Mit Brooks geht man bei diesen Beobachtungen am besten von dem in Fig. 585 *A* dargestellten Stadium eines jungen Blastozoids aus, indem man sich einen Stolo vorstellt, der aus einer Reihe hinter einander liegender und dem Bau dieses Schemas entsprechenden Segmente besteht. Durch die ganze Reihe zieht das Entodermrohr-

hindurch, welches sich innerhalb der einzelnen Individuen in die beiden Pharyngealtaschen ausweitet und zwischen je zwei Individuen zu einem engen Kanal eingeschnürt ist. In dem Verbindungsstück ist ausserdem bei der von aussen her erfolgenden Einschnürung die Leibeshöhle nicht ganz verdrängt worden, so dass auch die Blutsinus der Blastozoide durch enge Kanäle noch weiterhin mit einander in Verbindung stehen (Fig. 581, p. 783).

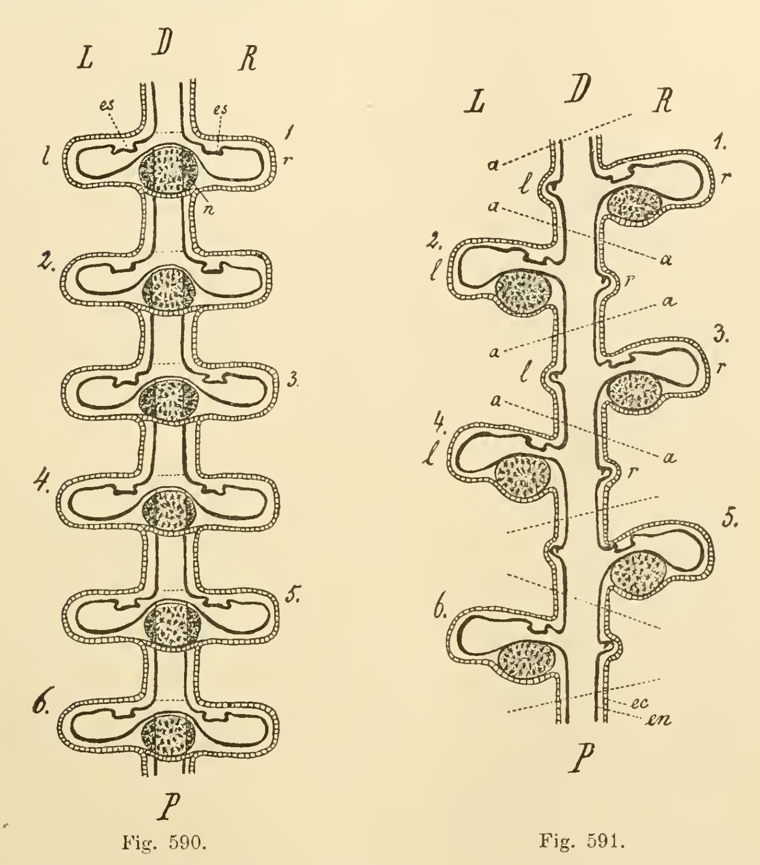


Fig. 590. Fig. 591.

Fig. 590 u. 591. Salpenstolo vor und nach der seitlichen Verlagerung der Blastozoide (in der von BROOKS gegebenen schematischen Darstellung).
D distal, *P* proximal, *R* rechte, *L* linke Seite des Stolo, *r* u. *l* rechte und linke Seite der Einzelindividuen (*1—6*), *a a* deren Trennungslinie, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *es* Entostyl, *n* Ganglion.

Bisher erscheinen die Einzelindividuen gewissermassen als ringförmige Abschnitte des Stolo, die durch quer verlaufende Furchen von einander getrennt, durch die erwähnten Brücken aber mit einander verbunden sind (Fig. 581 u. 590). Die Furchen behalten jedoch ihren queren und einander parallelen Verlauf nicht bei, sondern stellen sich schräg, und zwar so, dass jetzt zwei alternirende Furchen (von oben gesehen) parallel laufen (Fig. 589). Darin ist die Vorbereitung zum Auseinanderweichen bereits gegeben, und dieses setzt sich nun weiter fort, indem sich die Individuen alternirend immer mehr nach rechts

und links verlagern (Fig. 590 u. 591). Dies geschieht nun bei den einzelnen Salpenarten in verschiedener Weise. Bei S. africana, S. cordiformis, S. democratica, sowie bei den meisten Salpen mit gekrümmtem Stolo erfolgt die Bewegung so, wie der horizontale Pfeil (*a a*) in Fig. 585 *A* es angiebt, nach den Seiten hin; bei S. cylindrica hingegen ist eine Verlagerung nach unten damit verbunden (Fig. 585 *A*, Pfeil *b b*) und bei S. pinnata endlich findet dieses Absinken in noch höherem Masse statt (Brooks, Fig. 585 *A*, Pfeil *c c*). Es kommt dadurch nicht nur eine Aenderung in der ganzen Gestalt der Blastozoide, sondern auch eine solche in der Lagebeziehung der Organe gegen einander zu Stande, indem die Einzelindividuen vom Stolo unabhängiger werden (Fig. 591). Ehe hierauf eingegangen werden kann, ist noch der Rotation der Blastozoide zu gedenken, die unterdessen ebenfalls ihren Anfang, bezw. ihren weiteren Verlauf genommen hat.

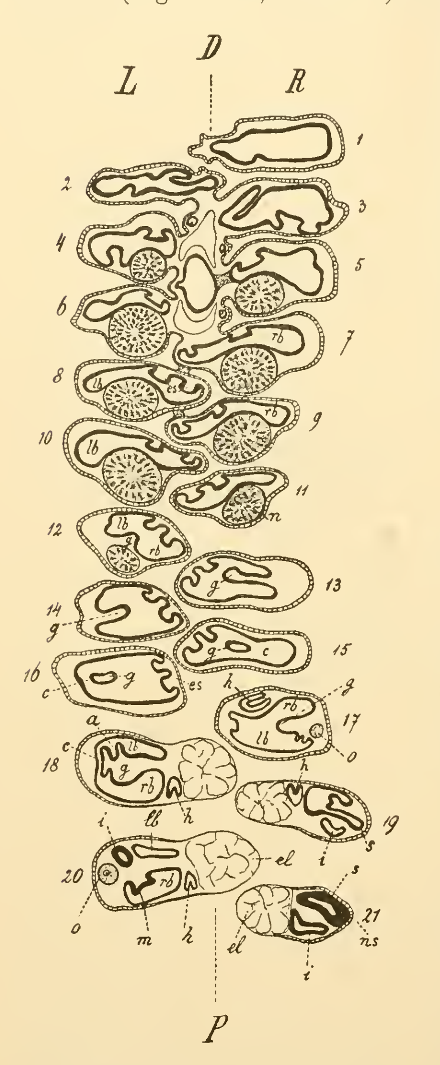


Fig. 592. Etwas schräg gerichteter, horizontaler Längsschnitt aus einem schon recht weit entwickelten Salpenstolo, dessen Blastozoide im Ganzen ziemlich quer getroffen sind. (Nach Brooks, 1893.)

D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links (in Bezug auf den Stolo), *1—21* die einzelnen Blastozoide. *a* Afteröffnung, *c* Cloake, *el* Eläoblast, *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *i* Intestinum, *lb* linke Hälfte der Athemhöhle, *m* Mund (Eingang zum Oesophagus), *n* Nervensystem, *ns* Neuralseite der Blastozoide, *o* Ovarium, *rb* rechte Seite der Athemhöhle, *s* Magen.

Wie schon früher erwähnt wurde, erfolgt die Rotation nicht gleichzeitig am ganzen Körper der Blastozoide, vielmehr beginnt sie am aboralen Ende des Körpers, um sich allmählich bis zum Oralende fortzusetzen, welches die Drehung zuletzt erleidet. Brooks erläutert diese Vorgänge an einem etwas schräg geführten Längsschnitt durch einen Stolo von Salpa africana, der sowohl den Uebergang zur Zweireihigkeit, wie die im Gang befindliche Rotation der Blastozoide erkennen lässt (Fig. 592).

Durch den in horizontaler Richtung geführten Längsschnitt wurden die Einzelindividuen ungefähr quer getroffen, sind jedoch in Folge der durch die Biegung des Stolo bedingten etwas schrägen Richtung

des Schnittes in verschiedener Höhe durchschnitten. Die Blastozoide sind vom distalen nach dem proximalen Ende des Stolo mit den Zahlen *1* bis *21* belegt; ihr orales Ende ist gegen den Beschauer gerichtet. Die gegen das proximale Ende des Stolo gelegenen Individuen *20* und *21* sind durch den Eläoblast und Eingeweideknäuel geschnitten; bei den Individuen *15* und *16* geht der Schnitt durch Athemraum, Kiemen und Cloake, bei den Individuen *10* und *11* durch das Ganglion, bei *7* ist der Uebergang des Ectoderms dieses Blastozoids in das Ectoderm des Verbindungsstranges getroffen, bei *6* die Region des unteren Blutsinus des Stolo, bei *5* die Verbidung mit dem Entodermrohr des Stolo, bei *4* wie bei *3* die Region des oberen Blutsinus, bei 2 wieder der Uebergang vom Ectoderm des Blastozoids zu dem des Verbindungsstrangs, endlich bei *1* der Pharyngealsack in der Nähe des Oralendes (Fig. 592).

Fasst man nun die Einzelindividuen eines solchen horizontalen Längsschnittes genauer ins Auge, so ist gerade dadurch, dass sie auf verschiedener Höhe getroffen sind, die Art ihrer Lageverschiebung und Rotation deutlich zu erkennen. Betrachtet man z. B. die am weitesten proximal gelegenen Individuen, deren Hinterende getroffen ist und die entsprechenden Organe (Eläoblast, Ovarium, Herz, Darmkanal etc.) im Schnitt aufweist, so zeigen sie sich bereits deutlich zweireihig angeordnet (Fig. 592 *16—21*). Bei dem Blastozoid *21* sieht man die Mittellinie des Körpers vertical zur Längsaxe des Stolo gestellt, die Dorsalseite ist nach aussen rechts, die Ventralseite gegen den Stolo, die linke Körperseite proximal- und die rechte Seite distalwärts gerichtet (Fig. 592 *21*). Auch für die vorausgehenden Individuen (*19* u. *17*) der rechten Reihe gilt ungefähr diese Lagerung, während die Blastozoide *20, 18* und *16* der linken Reihe die entgegengesetzte Orientirung mit der Dorsalseite nach aussen links, sowie mit der rechten Körperseite proximal- und der linken Körperseite distalwärts zeigen (Fig. 592).

Auch bei den Individuen *15* und *16* ist die Dorsalseite schon nach aussen gerichtet und die Längsaxe ihres Körpers vertical zur Längsaxe des Stolo gestellt, dagegen zeigt der (die Ventralseite bezeichnende) Endostyl eine schräge, noch etwas gegen das Distalende gerichtete Lage (Fig. 592 *15* u. *16*). Noch mehr kommt dies in den vorhergehenden Blastozoiden (*14*, *13*, *12*, *11*) zum Ausdruck, und bei den Individuen *10*, *9*, *8*, *7* erscheint der Endostyl schliesslich fast ganz distalwärts gerichtet, während dementsprechend das nunmehr in den Querschnitten der Blastozoide auftretende Ganglion und die dadurch gekennzeichnete Rückenseite mehr proximalwärts gelagert erscheint. Das Ganglion zeigt somit noch mehr eine der früheren Orientirung des Neuralrohrs entsprechende Lagerung (Fig. 592).

An einem solchen horizontalen (in Wirklichkeit aber schräg geführten) Querschnitt lassen also die distal gelegenen Individuen eine mehr ursprüngliche Lagerung der Organe erkennen, während diese bei den proximalen Individuen bereits modificirt ist. Dieses Verhalten zeigt somit das Fortschreiten der Rotation vom hinteren nach dem vorderen Körperende der Blastozoide an, da sie später alle mit der Dorsalseite nach aussen und mit der Ventralseite gegen den Stolo hin gerichtet sind.

Ebenso zeigt sich an den durch den vorderen Körpertheil gehenden Querschnitten der distalen Individuen, dass der Uebergang zur zweireihigen Anordnung zwar im Gang, aber noch nicht zur Durchführung

gelangt ist, denn man sieht die Blastozoide der linken Reihe nach rechts und die der rechten Reihe nach links übergreifen (Fig. 592 *12*, *10*, *8*, sowie *11*, *9*, *7*). Man könnte hier sogar noch von einer einzigen Reihe von Individuen sprechen, welche ihre Neuralseite gegen das Proximalende des Stolo kehren und die sich mit dem Endostyltheil ihres Pharynx hinter einander schieben (Fig. 592 *11*, *10*, *9*, *8*, *7*). Bei dem Individuum *7* liegt die linke Hälfte des Endostyls auf der rechten Seite des Stolo, obwohl es sich um ein rechtsseitiges Blastozoid handelt, und ähnlich verhalten sich die Individuen *9* und *11*, sowie (im umgekehrten Sinn) diejenigen der entgegengesetzten Stoloseite (Fig. 592, Blastozoid *10* und *8*).

Das Uebergreifen der Individuen der einen auf die andere Seite des Stolo kommt auch in den noch weiter distalwärts gelegenen Blastozoiden zum Ausdruck und erläutert gleichzeitig in sehr instructiver Weise ihr Verhältniss zum Stolo selbst (Fig. 592 *7*, *6*, *5*, *4*, *3*). Von dem Blastozoid *7* der rechten Reihe, dessen Endostylteil nach links hinüber greift, war schon die Rede. Dieses, wie die vorhergehenden Blastozoide werden durch die Fig. 593 in mehr schematischer Weise dargestellt. Bei dem Individuum *6* der linken Reihe, dessen Leibeshöhle nach Brooks mit dem unteren Blutsinus in Verbindung steht (im Schnitt der Fig. 593 nicht getroffen), erscheint ein Theil des Pharynx und Endostyls vom übrigen Pharyngealsack (durch den sich dazwischen schiebenden Blutsinus) getrennt und liegt jenseits des Stolo; ganz ähnlich verhält sich das in der Region des oberen Blutsinus getroffene Blastozoid *4*, wie auch das Blastozoid *3* der rechten Reihe ungefähr entsprechende Verhältnisse erkennen lässt (Fig. 593 *6*, *4*, *3*).

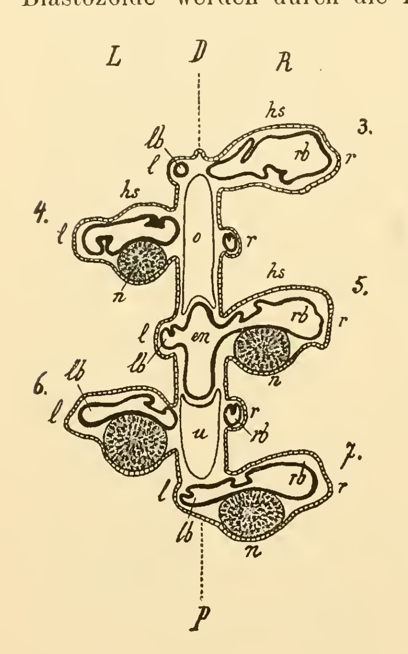


Fig. 593. Die Individuen *3*—*7* des Längsschnitts der Fig. 592 in schematischer Darstellung. (Nach Brooks, 1893.)

en Entodermrohr des Stolo, *hs* Hämal-(Ventral-)seite der Blastozoide, *l* linke Seite der Blastozoide, *o* oberer Blutsinus des Stolo, *r* rechte Seite der Blastozoide, *u* unterer Blutsinus des Stolo. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 592.

Die zuletzt genannten Individuen (*3*—*7*) geben ein gutes Bild für den Zusammenhang mit dem Stolo, indem dieser auf eine ziemlich grosse Strecke, wenn auch schräg getroffen ist (Fig. 593). In ihm ist der obere und untere Blutsinus, sowie das Entodermrohr zu erkennen, welches letztere in den Athemraum des Individuums *5* übergeht, so dass der bei den Individuen *6* und *4* getrennte rechte und linke Abschnitt des Pharyngealsackes hier in directem Zusammenhang erscheinen, wodurch die Verbindung zwischen dem Stolo und den Einzelindividuen besonders deutlich hervortritt (Fig. 593, *5*).

An einer Kette von verhältnissmässig wenigen Individuen liess sich hier zeigen, wie die Individuen aus der einreihigen in die zwei-

reihige Anordnung übergehen, wobei sie nicht nur durch diese Verlagerung, sondern auch durch Drehung eine andersartige Orientirung annehmen und gleichzeitig in Folge ihres Absetzens vom Stolo eine grössere Selbstständigkeit gewinnen.

Die Darstellung der im Vorstehenden geschilderten Ausbildung der Blastozoide, sowie der ihre Rotation und Verlagerung betreffenden Verhältnisse musste ziemlich allgemein gehalten werden und konnte sich nicht auf bestimmte Salpenarten erstrecken, wenn sie sich nicht über Gebühr ausdehnen sollte. Hinsichtlich des Verhaltens der einzelnen Arten, das ziemlich verschiedenartig sein kann, wie schon vorher erwähnt wurde, sei auf die Specialuntersuchung der früher genannten Autoren, besonders aber auf die Monographie von Brooks verwiesen.

Vorher war von dem Stolo immer als von der Gesammtheit der durch Knospung entstehenden Individuen die Rede, während bei der Behandlung ihrer Lageverschiebung die Bezeichnung „Stolo" in etwas anderem Sinne gebraucht wurde. Anfangs stellen eben die Individuen nur einzelne Abschnitte des Stolo dar, wenn sie aber zu grösserer Selbstständigkeit gelangen, so setzen sie sich von einem ihnen gemeinsam bleibenden Strang ab, den man sich gewöhnt hat, nunmehr als „Stolo" gegenüber den ihm anhängenden Einzelindividuen zu bezeichnen. Unter dem „Stolo" im engeren Sinne wäre dann also die Summe der **Verbindungsstränge** der Blastozoide zu verstehen, obwohl man allerdings die Bezeichnung dafür, wie für den Gesammtstolo nicht so streng auseinander zu halten pflegt.

Bei der fortschreitenden Sonderung der Blastozoide von einander und vom Stolorest handelt es sich, wie schon weiter oben (p. 794) erwähnt wurde, nicht nur um ein Auseinanderweichen der Individuen beider Reihen, sondern auch um ein allmähliches **Hinabsinken**, wie dies in der Fig. 585 *A* (p. 787) durch die Pfeile angedeutet ist. Um diese weitere Lageverschiebung zu verdeutlichen, geht man am besten von der schematischen Darstellung einer Kette einreihig angeordneter Individuen aus (Fig. 581 u. 590). Bei ihr verlaufen die Verbindungsstränge von der ventralen Seite des einen zur dorsalen Seite des anderen Individuums, und zwar geschieht dies ungefähr in der Mitte des Körpers. Allmählich aber sinken die Blastozoide zu beiden Seiten des Stolo an diesem hinunter, während er selbst dadurch nach oben (mehr in die Nähe der Ingestionsöffnungen) zu liegen kommt.

Der Vorgang lässt sich am leichtesten an quer zum Stolo gerichteten Schnitten mit daran hängendem Blastozoid verfolgen. Ursprünglich fasst dieses den späteren „Stolorest" in sich und umgibt ihn, während es sich bald mehr und mehr von ihm absetzt (Fig. 594 u. 595). Für das Hinabsinken der Blastozoide gibt das Centralnervensystem eine gute Marke ab. Zuerst lag das Neuralrohr direct über dem Entodermrohr (Fig. 585 u. 586, p. 787 u. 788) und dementsprechend ist in dem Schema der einreihigen Kette das Ganglion noch über dem Verbindungsstrang angegeben (Fig. 581, p. 783). Mit dem Beginn des seitlichen Abrückens wird aber auch das Ganglion seitwärts verlagert (Fig. 594 *A*) und kommt mit fortschreitendem Abrücken und Hinabsinken des Blastozoids neben das Entodermrohr zu liegen, um schliesslich noch tiefer hinabzusinken (Fig. 594 u. 595). Dem Ganglion entsprechend verhalten sich die anderen Organe, wie es die schematischen Bilder der Fig. 594 u. 595 andeuten, und das Blastozoid

hat dabei eine grosse Selbstständigkeit gewonnen, indem es nur noch durch ein kurzes Rohr mit dem nunmehr ebenfalls zu grösserer Selbst-

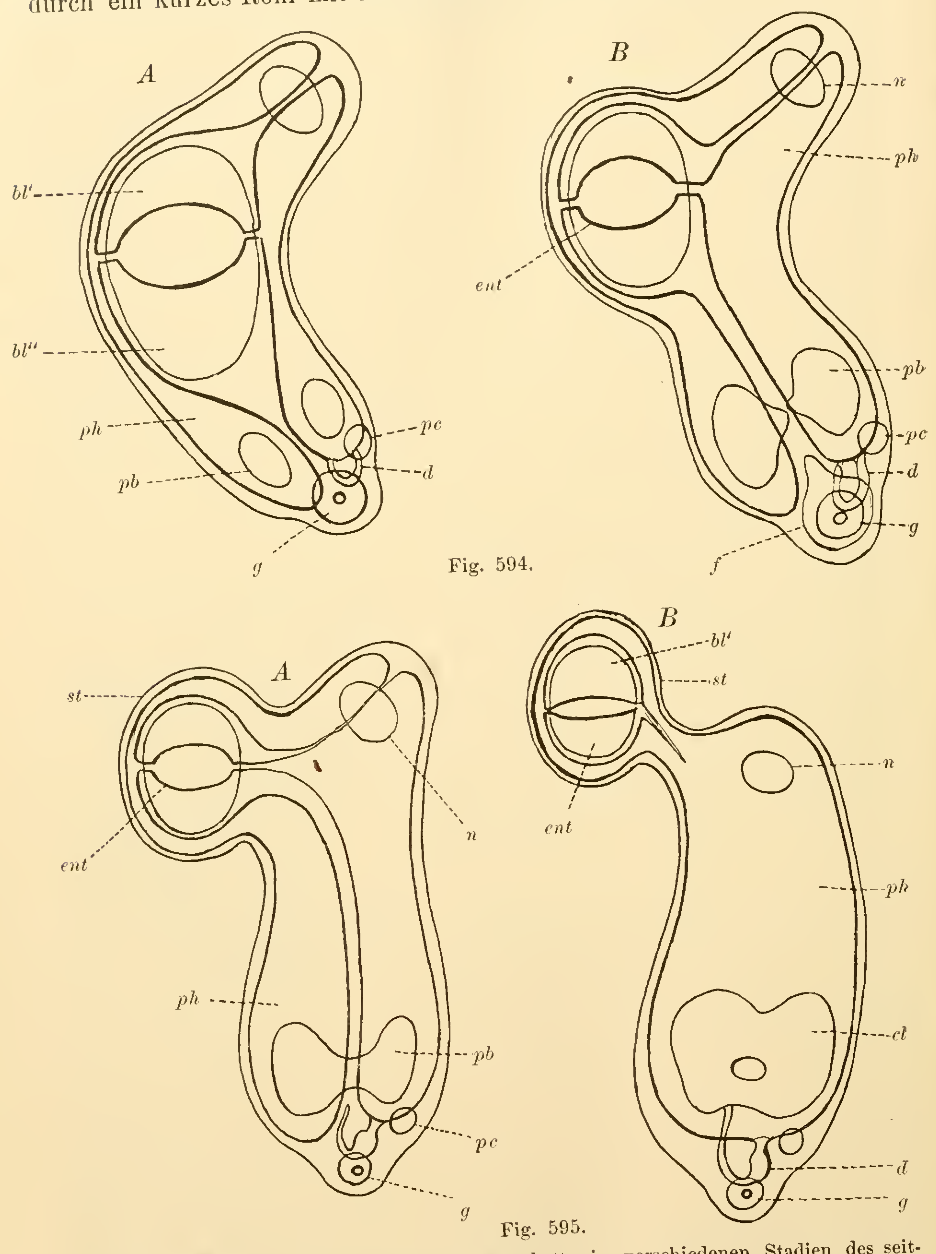


Fig. 594 u. 595. Blastozoide der Salpenkette in verschiedenen Stadien des seitlichen Absinkens am Stolo. (Schematische Darstellung nach BROOKS, 1893, sowie DELAGE und HÉROUARD, 1898.)

bl' u. *bl''* oberer und unterer Blattsinus, *cl* Cloake, *d* Darmkanal, *ent* Entodermrohr, *g* Genitalstrang (Ovarium in 594 *B* mit Follikel *f*), *n* Neuralrohr, *pb* Peribranchialräume und ihre Vereinigung zur Cloake (in Fig. 595 *B*, *cl*), *pc* Pericardialbläschen, *ph* Pharyngealtaschen und ihre Vereinigung zum Pharynx (*ph* in Fig. 595 *B*, Branchialsack), *st* Stolo.

ständigkeit gelangten „Stolo“ im Zusammenhang steht (Fig. 595 *B* und Fig. 597). Wie die Beeren am Stiel einer Traube, sitzen die Blastozoide jetzt dem Stolorest zu beiden Seiten an (Fig. 597).

Die Ausgestaltung der Verbindungsbrücken zu einem einheitlichen Stolorohr, dem die Blastozoide ohne sonstigen Zusammenhang ansitzen, ist nach den früheren Stadien nicht ohne weiteres zu verstehen, da der verbindende Strang zunächst von der Dorsalseite des einen zur Ventralseite des anderen Blastozoids zog und insofern je durch die ganze Breite des betreffenden Individuums unterbrochen wurde (Fig. 581, p. 783). Auch zur Zeit der Lageverschiebung und Rotation der Blastozoide ist ein continuirliches Stolorohr noch nicht vorhanden, sondern es wurde schon vorher darauf hingewiesen, wie ein Theil des Einzelindividuums diesseits, ein anderer jenseits des gemeinsamen Entodermrohrs gelegen ist, wofür die Blastozoide *3—6* der früher besprochenen Salpenkette (Fig. 592 u. 593) ein geeignetes Beispiel darboten.

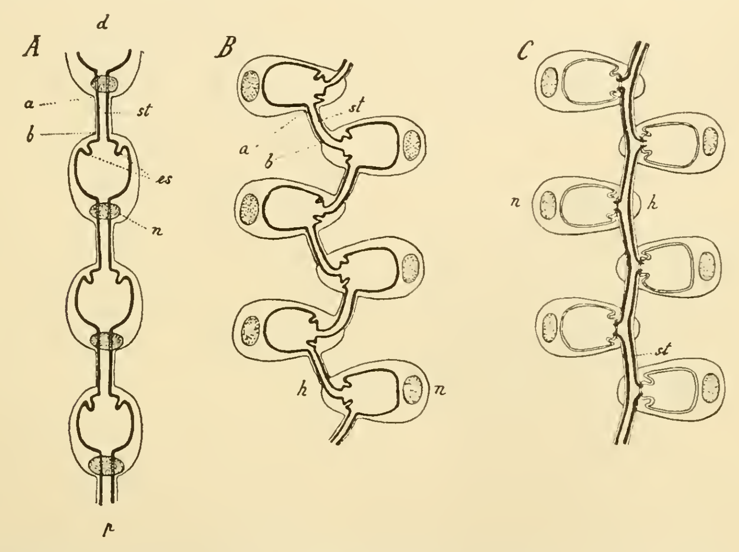


Fig. 596. Beziehung der Verbindungsstränge des Stolo zu den Blastozoiden, Ansicht von oben. (Schematische Darstellung nach K. HEIDER, 1893.)

A der Verbindungsstrang zieht von der dorsalen nach der ventralen Seite der Blastozoide, wie im Schema der Fig. 581. *B* nach Rotation der Blastozoide, *C* nach deren Absinken.

a Distalende der Verbindungsstränge, *b* ihr Proximalende, *d* distal, *es* Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite, *n* Nervensystem, Neural- oder Dorsalseite, *p* proximal, *st* Verbindungsstränge.

Zur Erläuterung der darauf bezüglichen Lageveränderung der Blastozoide und der allmählichen Herausbildung des einheitlichen Stolorohrs sollte das bereits früher entworfene Schema dienen (Fig. 596), dessen erstes Bild den Verlauf der Verbindungsbrücken von der Dorsal- zur Ventralseite der Blastozoide illustrirt. Das zweite Bild (Fig. 596 *B*) zeigt, wie in Folge der seitlichen Verschiebung und Rotation der Blastozoide die Anheftungsstelle der vorher dorsal sich ansetzenden Verbindungsbrücke ventralwärts und nach vorn verschoben wird, wodurch sie allmählich in die Nähe des Ansatzpunktes der

anderen, auch vorher schon von der Ventralseite ausgehenden Brücke zu liegen kommt. Mit dem Absinken der Blastozoide rücken die Verbindungsbrücken immer mehr nach vorn in die Nähe der Ingestionsöffnung, und da die Endostylfalten sich nicht so weit nach vorn erstrecken, steht der Vereinigung zur Bildung eines einheitlichen Stranges nichts mehr im Wege (Fig. 596 *C*, Fig. 597).

Innerlich zeigt der Stolorest noch den Bau, welcher im Wesentlichen auch den früheren Entwicklungsstadien der Salpenkette schon zukam (Fig. 575 u. 576, p. 778). In seiner Mitte verläuft das Entodermrohr, dessen Verbindung mit dem Pharyngealraum der Blastozoide uns bereits von früher her bekannt ist (Fig. 581 u. 593). Diese Verbindung zwischen dem Pharyngealraum des jungen Thiers und dem Stolo bleibt lange erhalten, verengert sich dann aber allmählich und geht schliesslich verloren. Gewiss trägt sie zur Ernährung der Blastozoide bei, und das Gleiche gilt für die beiden Blutbahnen des Stolo, welche über und unter dem Entodermrohr liegen (Fig. 597). Beide stehen dauernd mit den Blutbahnen des Mutterthieres in Verbindung, so dass beim Schlagen des Herzens in bestimmter Richtung das Blut vom Eläoblast her in den unteren Blutraum bis zur Stolospitze und von da durch den oberen Blutraum zurück bis zum Herzen fliesst, während beim Umsetzen des Herzschlags das Blut von der Kieme her durch den oberen Blutsinus bis zur Spitze und durch den unteren Blutsinus wieder zurückgetrieben wird. An der Wand der beiden Blutbahnen bildet sich ein continuirliches Epithel heraus. Inwieweit dabei die gewiss in früheren Stadien vorhandene Communication mit der Leibeshöhle erhalten bleibt, lässt sich vorläufig nicht recht entscheiden. Jedenfalls führte das Vorhandensein eines die Blutbahnen auskleidenden Endothels zu der Annahme, dass sie von denjenigen der Blastozoide unabhängig seien und somit bei der erwähnten Circulation im Stolo eine Blutabgabe aus diesem an die Blastozoide nicht erfolgte.

Mit erlangter Ausbildung der Blastozoide wird der Stolo überflüssig und verfällt der Rückbildung, indem sich die Verbindungsbrücke zwischen je zwei Blastozoiden löst und die Storeste von den Individuen eingezogen und resorbirt werden. Jedoch wird gleichzeitig ein anderer und festerer Halt dadurch hergestellt, dass sich von den einzelnen Blastozoiden aus die sogenannten **Haftpapillen** bilden, die in Form von Ausstülpungen der Körperwand entstehen und in regelmässiger Weise angeordnet sind (Fig. 597). Ihrer Bildungsweise entsprechend, sind die Haftfortsätze vom Mantel überkleidet und die Leibeshöhle dringt in sie hinein; sie enthalten also eine Art Blutgefäss, welches Verhalten an die Mantelgefässe der Ascidien erinnert (p. 716).

Gewöhnlich sind acht Haftpapillen vorhanden, die paarweise unter einander gestellt sind, so dass sie in vier Längsreihen angeordnet erscheinen, von denen zwei ventral und zwei mehr lateral stehen (Fig. 584, 597 u. 598). Dadurch, dass die Haftpapillen benachbarter Individuen gegen einander auswachsen und sich vereinigen, kommt eine feste Verbindung der Blastozoide zu Stande, die aber anscheinend nicht so weit geht, dass sie zu einem innigeren organischen Zusammenhang führte. Die lateralen Haftpapillen vereinigen sich mit denjenigen der beiden Nachbarindividuen derselben Reihe, die ventralen hingegen verschmelzen mit den ihnen entgegen gestreckten

Haftpapillen je zweier gegenüber liegender Individuen der anderen Reihe (Fig. 597 u. Fig. 598 *A*). Dadurch, dass die Haftpapillen an der rechten und linken Körperseite nicht in gleicher Höhe ansetzen, können die Blastozoide eine schräge Stellung annehmen (Fig. 598 *B*), die bei S. fusiformis sogar zu einer liegenden wird.

Nicht immer ist die Zahl der zur Verbindung der Blastozoide dienenden Haftfortsätze eine so grosse, bei Cyclosalpa z. B. geht nur ein einziger solcher Fortsatz von der Ventralseite (vor dem Herzen) aus: die Blastozoide erscheinen dann zu einer Rosette angeordnet, gegen deren Mitte die Haftpapillen strahlenförmig wie die Speichen eines Rades zusammenlaufen.

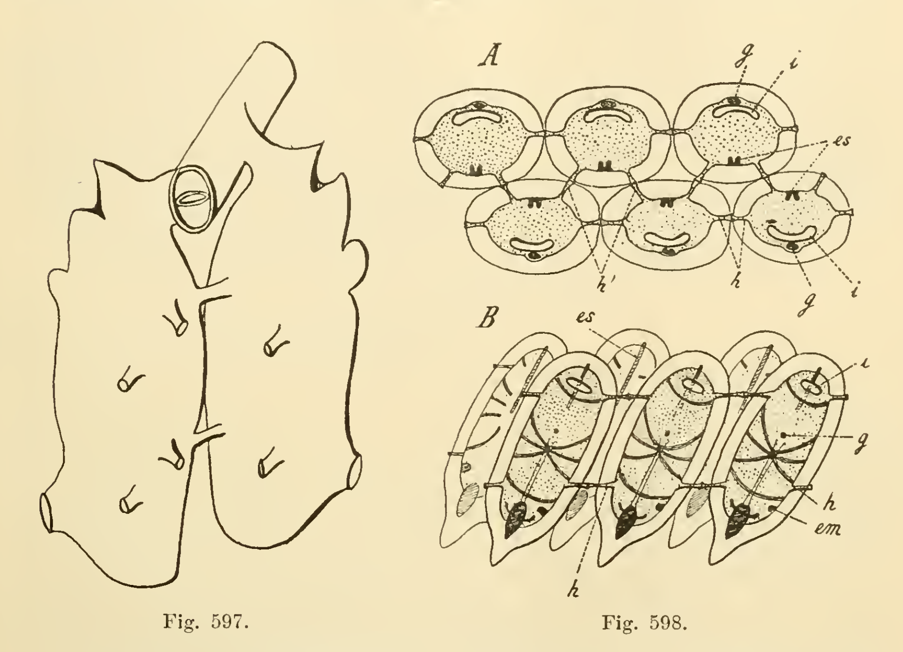


Fig. 597. Fig. 598.

Fig. 597. Zwei Kettensalpen nach der Rotation und dem Herabsinken am Stolo, mit einem Stück des letzteren, an den Salpen die Haftpapillen. (Nach Delage und Hérouard, 1898.)

Fig. 598. Verbindung der Kettensalpen unter einander. (Schematische Darstellung nach K. Heider, 1893.)

A Ansicht der Kette von oben, *B* Seitenansicht.

em Embryo, *es* Endostyl, *g* Ganglion, *h* laterale Haftpapillen, *h'* ventrale Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung.

Während sich die zuletzt geschilderten Vorgänge vollzogen, haben die Individuen der Kette allmählich ihre vollständige Ausbildung erlangt; Mund und Cloake sind nach aussen geöffnet, Athemraum und Ernährungsapparat in Function getreten, die Circulation ist im Gang, und da die Muskeln ihre Contractionen ausführen, so kann sich die Kette selbstständig bewegen, wenn sie aus der Oeffnung der sie umgebenden Mantelhöhle des Mutterthieres herausgelangt ist und sich von dessen Stolo abgelöst hat.

Dass die Storoleste bereits vorher schwanden und diese von der Genese der Blastozoide herrührende organische Verbindung der

Einzelindividuen in der reifen Salpenkette nicht mehr vorhanden ist, wurde schon vorher erwähnt. Wenn also die Salpenkette als Colonie angesehen wird, so verhält sie sich anders als die Colonien der Ascidien und Pyrosomen, bei denen ein gemeinsamer Cellulosemantel die Individuen umschliesst, anders vor allen Dingen aber auch als die Stöcke der Bryozoen, Corallen, Siphonophoren und Hydroidpolypen, bei welchen der durch die Entstehungsweise dieser Colonien bedingte organische Zusammenhang erhalten bleibt und ein sehr inniger ist. Bei den Salpen hingegen wird die Verbindung unter den Blastozoiden erst nachträglich durch die Haftpapillen wieder hergestellt, welches Verhalten an die secundären Verschmelzungen der Körperoberfläche oder ihrer Ausläufer erinnert, die wir bei anderen Tieren (Actinien, Hydroiden und Poriferen) kennen lernten (p. 492 u. 577).

Der durch die Haftpapillen bewirkte Zusammenhang der Individuen ist kein besonders fester, denn es können sich ziemlich leicht Stücke der frei gewordenen Kette ablösen, um für sich zu leben; dies geschieht sogar mit einzelnen Blastozoiden, welche dann ebenfalls die Fähigkeit haben, selbstständig weiter zu leben, aber natürlich durch ihre Organisation und Fortpflanzungsweise als Kettensalpen kenntlich und von den Solitärformen unterschieden sind.

4. Dolioliden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung vollzieht sich in etwas verschiedener Weise bei Doliolum und den zu ihm offenbar in naher Beziehung stehenden Gattungen Anchinia und Dolchinia. Da diese Verhältnisse von den letzteren weniger gut bekannt, bei Doliolum jedoch sehr eingehend untersucht worden sind, empfiehlt es sich, die Entstehung der Knospen und ihre Entwicklung der Hauptsache nach auf Doliolum zu beschränken und die beiden anderen Gattungen nur vergleichsweise zu betrachten.

Doliolum geht ähnlich wie die Salpen und manche Ascidien schon recht früh zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung über, indem an der Ventralseite der geschwänzten Larve (des Oozoids) in Form des sogenannten rosettenförmigen Organs von Keferstein und Ehlers der Stolo prolifer (Ventralstolo) auftritt, um noch während der Larvenperiode eine gewisse Ausbildung zu erlangen, wie auch jener andere, für die weitere Entwicklung der Knospen wichtige Körperfortsatz am Rücken der Larve (der sogenannte Dorsalstolo) bereits hervortritt (Fig. 599 u. 600). Zwischen letzterem und dem Ventralstolo bestehen sehr eigenartige Beziehungen, welche vor allen Dingen durch die schönen Untersuchungen von Grobben und Uljanin aufgeklärt, sowie neuerdings besonders an dem von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeuteten reichen Material durch G. Neumann eingehender behandelt wurden. Auf die älteren Untersuchungen von Huxley, Krohn, Gegenbaur, Keferstein-Ehlers und Fol, durch welche die Fortpflanzung von Doliolum bereits eine mehr oder weniger eingehende Behandlung und theilweise Klärung erfuhr, kann hier nur verwiesen werden. Die besonders auf Anchinia und Dolchinia bezüglichen Untersuchungen von Kowalevsky und Barrois, Barrois und Korotneff werden an entsprechender Stelle Erwähnung finden.

A. Der Stolo prolifer und seine Entstehung an der Larve.

Der Ventralstolo des Oozoids ist der Körpertheil, welcher die Knospen hervorbringt, und kommt daher für die hier anzustellenden Erörterungen vor Allem in Betracht. Von besonderer Wichtigkeit erscheinen wegen des Vergleichs mit den übrigen Tunicaten die Beziehungen, in welchen er zum Körper des Mutterthieres steht, doch stimmen hinsichtlich seines Zustandekommes die Meinungen der oben genannten drei Autoren leider nicht recht überein. Nach den am weitesten in der Entwicklung zurückgehenden Beobachtungen von

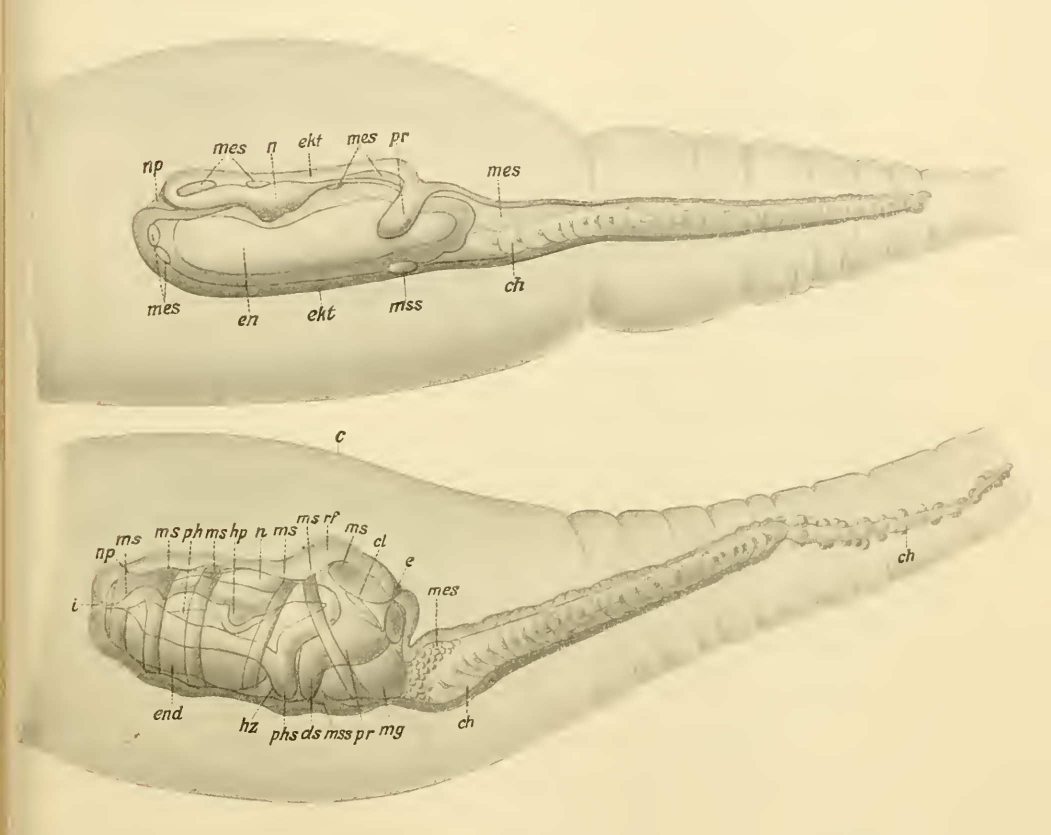


Fig. 599. Larve von Doliolum denticulatum in zwei verschiedenen Entwicklungsstadien. (Nach G. NEUMANN, 1906.)
ch Chorda dorsalis, *cl* Cloake, *cls* deren Ausstülpung zum Cloakenstrang, *e* Egestionsöffnung, *ekt* Ectoderm, *en* Entoderm, *end* Endostyl, *hp* Hypophyse, *hz* Herz, *mes* Mesoderm, *mg* Magen, *ms* Muskeln, *mss* Mesodermzellenhaufen für den Stolo, *n* Nervensystem, *np* Neuroporus, *ph* Pharynx, *phs* Pharyngealstrang, *pr* Peribranchialtasche, *rf* Rückenfortsatz der Larve.

ULJANIN ist die erste Andeutung des Ventralstolo in einem Zellenhaufen oder Zellenstrang gegeben, der sich bereits früh vom Mesoderm sondert, und zu der Zeit, wenn der Larvenkörper seine grösste Längenausdehnung aufweist, scharf abgegrenzt an der Ventralseite des hinteren Körperabschnitts in dem Winkel liegt, welchen die nach

vorn dringenden Mesodermzellen zwischen dem Ectoderm und dem Entodermrohr gebildet haben (Neumann).

Für das Verständniss dieser und der nachfolgenden Entwicklungsvorgänge ist die Kenntniss der Larvenorganisation nothwendig; deren kurze Beschreibung sei deshalb vorausgeschickt, wobei wir jedoch wegen der dabei in Betracht kommenden Entwicklungsvorgänge auf die im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs (p. 1306—1311) gegebene Darstellung verweisen müssen.

Die freischwimmende Larve (das Oozoid) besitzt in einem frühen Entwicklungsstadium einen ungefähr cylindrischen Körper, der eine recht beträchtliche Länge hat, sich bald in den umfangreichen vorderen Larvenkörper und den Schwanzanhang sondert und noch immer von der, sich mit dem Körper in die Länge streckenden, aufgetriebenen Eihülle umgeben ist (Fig. 599). Die Körperdecke besteht aus einem einschichtigen Epithel; das Körperinnere wird von dem

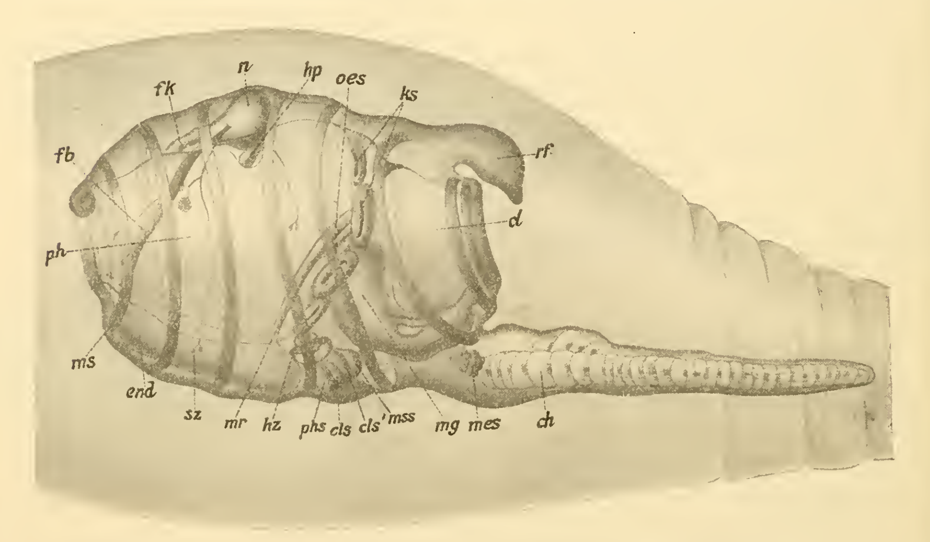


Fig. 600. Aelteres Larvenstadium von D. denticulatum. (Nach Neumann, 1906.)

cls u. *cls'* vorderer und hinterer Cloakenstrang, *fb* Flimmerband, *fk* Flimmerkanal, *ks* Kiemenspalten am Kiemenband, *mr* Mundrinne, *oes* Oesophagus, *rf* Rückenfortsatz, *sz* Sinneszellen, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 599.

mit ovalem Lumen versehenen Entodermrohr durchzogen, aus welchem später Kiemendarm (Pharynx) und Darmkanal hervorgehen. Die im vorderen Körpertheil fehlenden Mesodermelemente treten im zweiten Körperdrittel als zwei dünne, hauptsächlich seitlich gelegene Mesodermplatten auf (Fig. 601 *A—C*). An das Entodermrohr schliesst sich nach hinten die aus einer Reihe grosser Zellen bestehende Chorda dorsalis an. Dorsal liegt das umfangreiche, vorn durch den Neuroporus ausmündende Nervenrohr.

In den späteren Entwicklungsstadien der noch mit Schwanz und Chorda versehenen Larve ist der Vorderkörper bereits weit umfangreicher geworden, und seine äussere wie innere Organisation hat sich derjenigen des ausgebildeten Doliolum genähert (Fig. 600). Aus dem

Entodermrohr hat sich der Pharyngealsack und Darmkanal gesondert, der Nervenstrang wurde in Folge der Reduction seines vorderen und hinteren Theiles auf das eine Ganglion beschränkt. Das Mesoderm hat die Muskelreifen geliefert und von ihm sollen nach ULJANIN auch Herz und Pericard herrühren, während NEUMANN diesen Organen eher entodermalen Ursprung zuschreiben, d. h. sie von der Pharyngealwand herleiten möchte. Für die Cloake und den Peribranchialraum ist bemerkenswerth, dass diese Gebilde so, wie es für die Embryonen der Ascidien angegeben wird, durch Einstülpung des Ectoderms entstehen. Nach ULJANIN sollte es eine unpaare dorsale Ectodermeinstülpung sein, welche die Cloake liefert, während sie nach NEUMANN's Beobachtung aus zwei dorsolateral gelegenen Einsenkungen hervorgeht. Diese dringen als platte, zur Längsaxe parallel gestellte Taschen in die Tiefe, wobei sie dem Entodermrohr dicht anliegen (Fig. 601 *A* u. *B*). Die Art ihrer Einsenkung bringt es mit sich, dass sie an der Rückenseite zu einem einheitlichen Raum zusammenfliessen und ebenso eine gemeinsame Oeffnung gewinnen (Fig. 601 *C*), womit dann die Anlage der Cloake und des Peribranchialraums gegeben ist.

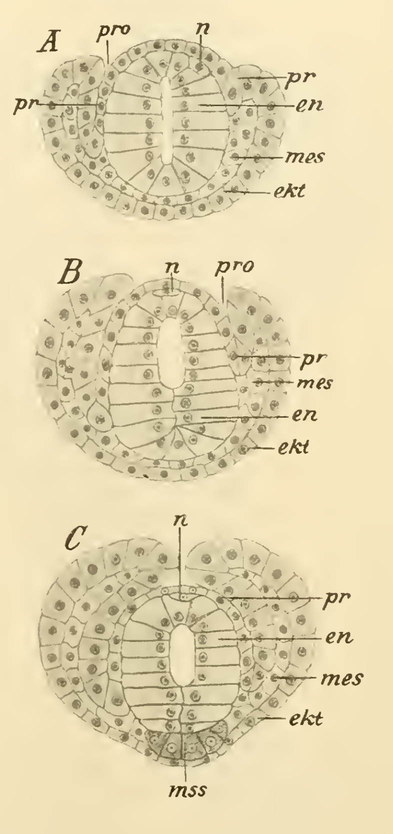


Fig. 601. *A—C* drei Querschnitte einer Larve von D. denticulatum, um die Einstülpungen zur Bildung der Peribranchialtaschen zu zeigen. (Nach NEUMANN, 1906.)
ekt Ectoderm, *en* Entoderm, *mes* Mesoderm, *mss* Mesodermstrang, *n* Nervensystem, *pr* Peribranchialtaschen, *pro* Peribranchialeinstülpung.

Ausser den genannten Organen und Organanlagen findet sich in der Larve, und zwar hinten an ihrer Ventralseite, jene schon vorher erwähnte Mesodermanhäufung, welche die erste Andeutung des Stolo prolifer darstellt (Fig. 599). Wie man an der Larve selbst und an den von ihr gewonnenen Querschnitten sieht, hebt sich diese früheste Anlage des Stolo scharf gegen die Umgebung ab. Bald wird sie dann umfangreicher, indem noch andere Organe der Larve zu ihrer Ausbildung beitragen. Dies geschieht zunächst von Seiten der Pharyngealwand, indem seitlich zwei solide Auswüchse von den unteren, hinteren Winkeln der Pharyngealhöhle ausgehen (Fig. 599, 602 u. 603). Sie wachsen jederseits am Herzbläschen vorbei ventralwärts vor und auf die Mesodermanhäufung zu (Fig. 599, 600).

Ferner betheiligt sich am Aufbau des jungen Stolo die Cloake. Von ihr geht jederseits nahe ihrer vorderen Begrenzung ein solider Zellenzapfen aus, der ebenfalls gegen die Ventralfläche vordringt (Fig. 599 u. 600). Diese beiden Cloakenstränge fügen sich zwischen

das Herzbläschen, die Pharyngealstränge und die Mesodermanlage ein und erscheinen den letzteren beiden in etwas späteren Stadien ziemlich parallel gerichtet (Fig. 602 u. 603 *A*—*D*). Nun nimmt aber auch noch das durch seine nahe Lage dazu anscheinend besonders dafür geeignete Herzbläschen am Aufbau des Stolo Theil, welcher Vorgang durch eine starke Verdickung der basalen Wand eingeleitet wird. Diese Wachsthumstendenz wird immer stärker und führt dazu, dass das Herz selbst zwischen den lateralen Stolosträngen hervorgehoben und an die Dorsalseite der Stoloanlage verschoben wird (Fig. 603 *C*, *D*). Dabei bleibt aber die basale Wand des Herzbläschens an der Ventralseite in enger Verbindung mit dem Ectoderm, so dass also auf diese Weise der Stoloanlage ein neuer, vom Herzen herrührender Strang hinzugefügt erscheint (Neumann).

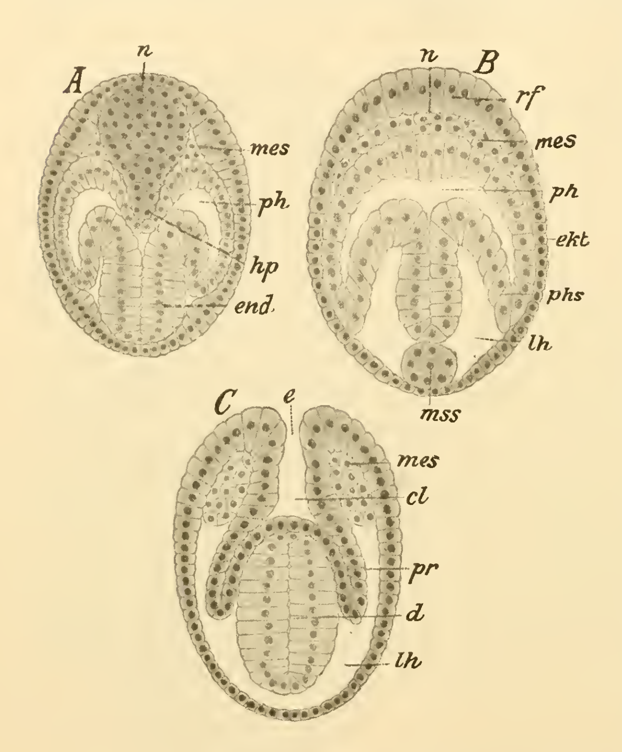


Fig. 602. *A*—*C* Querschnitte einer Larve von D. denticulatum, an denen die Ausstülpungen des Pharynx (*A* u. *B*), sowie diejenigen der Cloake (*C*) zu sehen sind. (Nach Neumann, 1906.)

cl Cloake, *d* Darmrohr, *e* Egestions-(Cloaken-)Oeffnung, *ekt* Ectoderm, *end* Endostyl, *hp* Hypophyse, *lh* Leibeshöhle, *mes* Mesoderm, *mss* Mesodermstrang, *n* Nervensystem, *ph* Pharynx, *phs* Pharyngealstrang, *pr* Peribranchialtasche, *rf* die zum Rückenfortsatz werdende Ectodermverdickung.

Unterdessen hat sich auch der Mesodermstrang mehr ausgedehnt und ist dadurch den anderen Stolosträngen gleichwerthig geworden (Fig. 603 *D* u. *E*). Uebrigens vergrössert sich deren Zahl dadurch noch weiter, dass von den beiden Cloakensträngen durch ihr Umbiegen am freien ventralen Ende (Uljanin) oder in Folge einer an ihnen stattfindenden Abspaltung (Neumann) zwei neue (die hinteren lateralen) Stolostränge gebildet werden (Fig. 603 *C*). Nach der von Neumann gegebenen Darstellung drängen die sechs seitlichen Ausbuchtungen der Pharyngeal- und Cloakenwand nach unten gegen das Ectodermpolster vor, so dass sie zum Theil wie in dieses eingelassen erscheinen (Fig. 604 *C*).

Der Stolo besteht jetzt also aus acht Strängen, wie dies bereits von Grobben angegeben wurde. Diese Stränge sind nach Neumann's Beobachtung: zwei mediane Stränge, nämlich der hintere (dorsale) unpaare Mesodermstrang (*mss*), der vordere (ventrale) unpaare Herzstrang (*hzs*),

ferner sechs laterale Stränge, nämlich die beiden vorn (ventral) gelegenen Pharyngealstränge (*phs*), die vorderen und hinteren Cloakalstränge (*cls* und *cls'*, Fig. 603 und 604).

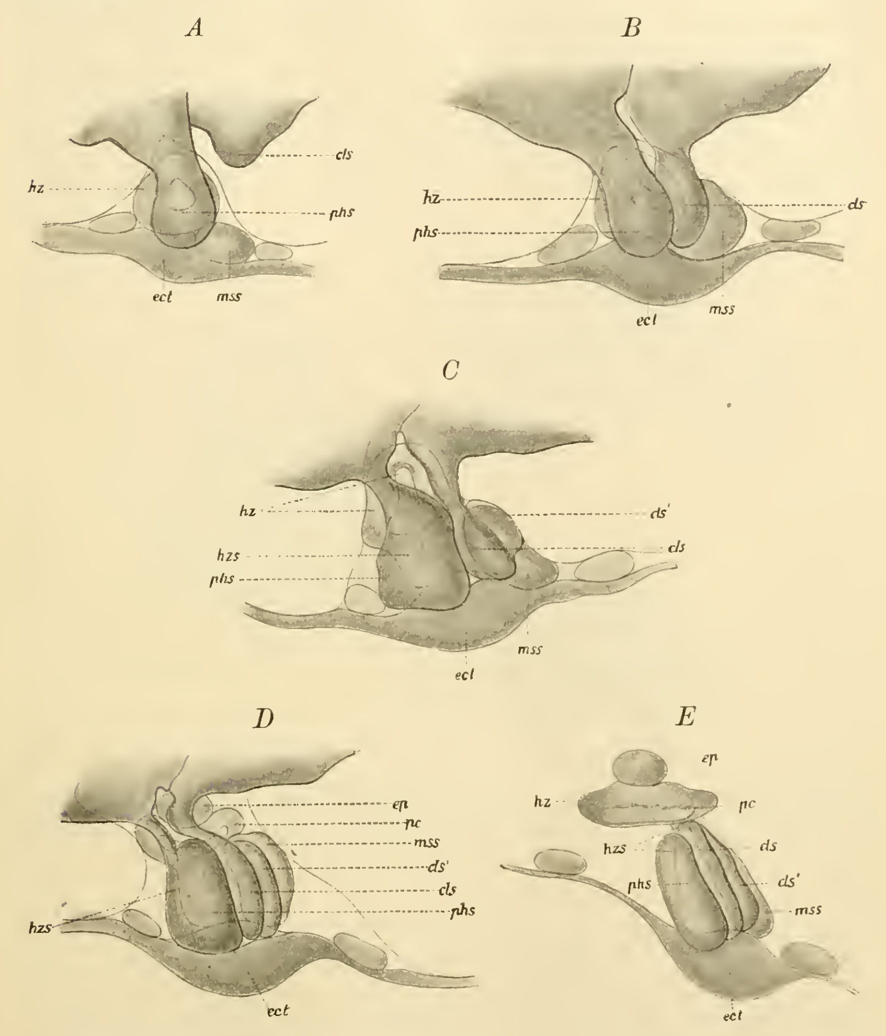


Fig. 603. Stolo prolifer von D. Mülleri (*A*, *B*, *E*) und D. denticulatum (*C*, *D*) in fünf auf einander folgenden Stadien seiner Entwicklung. (Nach NEUMANN, 1906.)

cls Cloakenstränge, *cls'* secundäre Cloakenstränge, *ect* Ectoderm, *ep* Epicard, *hz* Herz, *hzs* Herzstrang, *mss* Mesodermstrang, *pc* Pericard, *ph* Pharynx, *phs* Pharyngealstrang.

Wie schon vorher erwähnt wurde, bestehen hinsichtlich der Auffassung und Herkunft der Stolostränge ziemliche Meinungsverschiedenheiten. Zwar nahm GROBBEN das Vorhandensein von acht Strängen an, vermochte aber damals den Ursprung der beiden medianen und hinteren lateralen (secundär cloakalen) Stränge noch nicht festzustellen. ULJANIN

liess den Stolo der Hauptsache nach aus fünf Strängen, dem unpaaren Mesodermstrang und den lateralen Pharyngeal- wie Cloakalsträngen bestehen, wozu in Folge des Umbiegens der letzteren die secundären Cloakalstränge hinzukamen, so dass dann doch sieben Stränge vorhanden waren. Wir glaubten uns der neueren Darstellung von G. Neumann um so mehr anschliessen zu dürfen, als sie sich mit den früheren Angaben in gewisser Uebereinstimmung befindet und geeignet erscheint, manche der uns dort entgegen tretenden Differenzen in befriedigender Weise auszugleichen. Insofern die gewonnenen Ergebnisse grösstentheils auf der Schnittmethode beruhen, dürfte die Beurtheilung der im Ganzen recht schwierigen Verhältnisse eine bestimmtere sein, als dies bei den früheren Untersuchungen der Fall war.

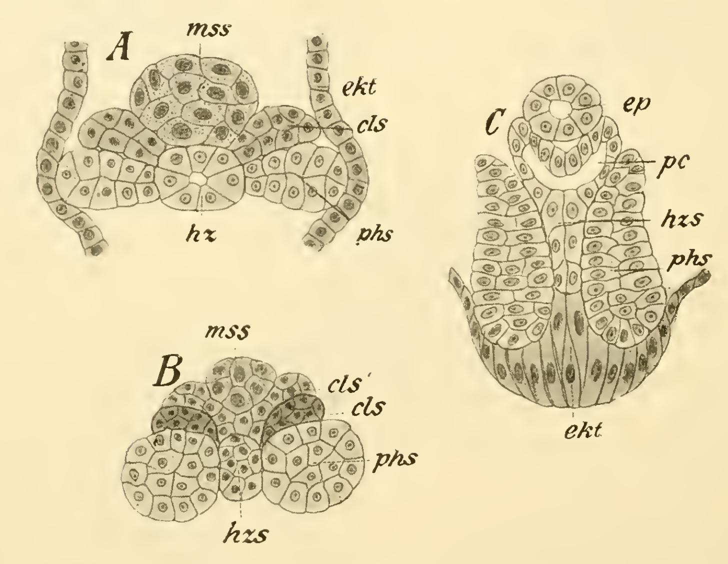


Fig. 604. *A* u. *B* Querschnitte durch die Stoloanlage, *C* mittlerer frontaler Längsschnitt durch eine solche, von D. denticulatum. (Nach Neumann, 1906.)
cls Cloakenstränge, *cls'* secundäre Cloakenstränge, *ekt* Ectoderm, *ep* Epicard, *h* Herz, *hzs* Herzstrang, *mss* Mesodermstrang, *pc* Pericard, *phs* Pharyngealstränge.

Man sieht, dass der Stolo von Doliolum seinem Bau und seiner ganzen Anlage nach complicirtere Verhältnisse aufweist als derjenige der Pyrosomen und Salpen, bei denen das Entodermrohr eine Axe im Stolo bildet, um welche sich die übrigen Organanlagen (als Röhren oder Zellstränge) herum gruppiren (Fig. 563, p. 766, Fig. 575, p. 778). Um einen Vergleich zu ermöglichen, muss die Beziehung der genannten acht Zellstränge zunächst festgestellt werden, wobei freilich die Schwierigkeit der verschiedenartigen Auffassung vom Ursprung und Schicksal der Stolostränge von Seiten der Autoren besonders stark hervortritt. Als sehr befriedigend im Hinblick auf die Entwicklungsvorgänge in der Ontogenie und bei der Knospung der übrigen Tunicaten, sowie vom allgemein entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt betrachtet, wird man die bisher gewonnenen Ergebnisse freilich nicht bezeichnen können.

Der dorsale unpaare Strang (*mss*, Fig. 604), der übrigens eine starke Ausbreitung gewonnen hat, liefert nach den übereinstimmenden Angaben von Grobben und Neumann, womit sich bis zu

einem gewissen Grade auch die von Uljanin vereinigen lassen, das Nervensystem. Da der betreffende Strang mesodermalen Ursprungs sein soll (Uljanin), so gälte dies auch für das Nervensystem (Grobben, Neumann), während Uljanin allerdings für dieses eine ectodermale Herkunft angiebt, indem es zwar ebenfalls aus einem unpaaren Strang, aber auf die Weise entstehen soll, dass sich die secundären Ausstülpungen (Umbiegungen nach Uljanin) der Cloakalstränge zu einem solchen vereinigten.

Der ventrale unpaare Strang (*hzs*) ist nach Neumann hinsichtlich seiner späteren Umbildung noch ganz unbestimmt, da aus ihm weder die Muskeln und das Herz (Grobben), noch das Herz allein hervorgehen (Uljanin), sondern das letztere von der Pharyngealwand aus gebildet wird (Neumann).

Die ventralen paarigen Pharyngealstränge (*phs*, Fig. 604) liefern nach Uljanin und Neumann die Geschlechtsorgane, die nach der Auffassung des letzteren Forschers entodermaler Herkunft, nach derjenigen Uljanin's jedoch ectodermaler Natur wären, da er den Pharyngealraum der Larve von einer Ectodermeinstülpung herleitet. Nach Grobben sollten die Pharyngealstränge die paarige Anlage der Pharyngealhöhle und des Darms liefern.

Die dorsalen paarigen Cloakalstränge (*cls*) lassen die Muskeln aus sich hervorgehen, die somit vom Ectoderm abstammten (Uljanin, Neumann). Grobben liess aus diesen Strängen die Cloake entstehen, während diese nach Uljanin und Neumann fehlt und nach der Angabe des letzteren Autors von einer paarigen, nicht unpaaren (Uljanin) Ectodermeinstülpung gebildet wird.

Die secundären paarigen Cloakalstränge (*cls'*), welche gegen die Mittellinie vordrangen und sich dort vereinigten (Fig. 603 u. 604), liefern den Pharyngealraum, welcher somit ectodermalen Ursprungs ist (Uljanin, Neumann). Beide Autoren stimmen zwar in letzterer Hinsicht überein, aber aus verschiedenen Gründen, indem Neumann die secundären von den primären Cloakalsträngen und diese von einer Ectodermeinstülpung herleitet, Uljanin jedoch die betreffenden Stränge vom Pharyngealsack der Larve sich abspalten lässt, den er seinerseits für ectodermal hält. Nach Grobben hingegen werden diese Stränge (*cls'*) zu den Geschlechtsorganen.

Wie aus dem Vorstehenden zu entnehmen ist, stehen diese Angaben in directem Widerspruch nicht nur unter sich und für die gleichen Objecte, sondern auch zu den an anderen Tunicaten gemachten Beobachtungen. Es käme nun darauf an, sie mit den letzteren nach Möglichkeit in Uebereinstimmung zu bringen. Nachdem dies schon von den früheren Autoren unternommen wurde, hat Neumann diesen Versuch auf Grund seiner eigenen Wahrnehmungen wiederholt. Einigermassen sichere Ergebnisse sind dabei aber kaum zu gewinnen, weil die Angaben für die einzelnen Abtheilungen der Tunicaten zumeist ebenfalls sehr unbestimmt sind, sich widersprechen und zum Theil mit den aus der Embryonalentwicklung bekannten Thatsachen im Gegensatz stehen.

Greifen wir als ein characteristisches Gebilde den Nervenstrang heraus, so trifft dies alles auch auf ihn zu. In der Embryonalentwicklung ectodermaler Herkunft rührt das Nervensystem im Doliolumstolo von einer Zellgruppe her, die dem Mesoderm zugeschrieben wird. Mesodermalen Ursprungs sollte es auch im Stolo der Salpen sein (Seeliger),

während es von anderer Seite dort auf das Ectoderm zurückgeführt wird (Brooks, Korotneff). Entodermal sollte das Nervensystem im Pyrosomenstolo entstehen (Bonnevie), doch glaubte man hier ebenfalls einen mesodermalen Ursprung des Nervensystems feststellen zu können (Seeliger), und zwar im Gegensatz zu seiner ectodermalen Herkunft in den vier Primärblastozoiden und im Oozoid. Das gleiche wurde auch für Ascidien angegeben (bei Clavellina von Seeliger, bei Perophora von Lefevre), doch wurde in ihrem Stolo das Nervensystem auch für ectodermal gehalten (van Beneden und Julin), wenn allerdings für die Ascidienknospung die dritte Möglichkeit, nämlich die Herleitung vom Entoderm überwiegt (Clavelliniden, Perophoriden, Polycliniden, Distomiden, Botrylliden nach Kowalevsky, Oka, Hjort, Bonnevie, Caullery, Ritter).

Uebereinstimmungen zwischen den einzelnen Abtheilungen der Tunicaten lassen sich also ohne Weiteres finden, wie man sieht, aber leider auch grosse Verschiedenheiten hinsichtlich der Entstehung ein- und desselben Organsystems, und man hat sozusagen die Auswahl. Das Gleiche, wenn auch längst nicht in so hohem Masse, gilt für andere Organsysteme; als Beispiel wäre sogar das Entodermrohr mit seinen Abkömmlingen zu nennen. Dieses centrale Rohr des Stolo stellt bei den Polycliniden, Clavelliniden, Pyrosomen und Salpen eine Ausstülpung des Pharyngealsackes dar, ist also entodermalen Ursprungs, was somit auch für die aus ihm hervorgehenden Organe (Pharyngealsack, Darmkanal, Peribranchialsäcke) gilt. Aber dieser letztere Schluss lässt sich nicht für alle Tunicaten durchführen, denn zum Unterschied von den anderen Abtheilungen der Ascidien entsteht bei den Botrylliden die Innenblase oder innere Epithelschicht der Knospe vom Epithel des Peribranchialraumes aus, d. h. von einer ectodermalen Bildung (vgl. hierzu p. 712). Nichtsdestoweniger gehen aus der Innenblase ungefähr die gleichen Organe wie sonst bei der Ascidienknospung hervor, die dann also im Hinblick auf die Keimblätter in den einzelnen Abtheilungen der Tunicaten eine recht verschiedene Grundlage haben.

Eine gewisse Bestätigung finden diese Verhältnisse darin, dass bei den Pyrosomen, Salpen und Dolioliden die Peribranchialsäcke, deren Entstehung man am ersten auf das Entodermrohr zurückführen möchte, recht verschiedenen Ursprungs sein sollen, wobei allerdings zweifellos auch Differenzen der Auffassung und Beobachtung eine unheilvolle Rolle spielen. Bei Pyrosoma sollen sich nach Bonnevie in der That, wie man erwarten möchte, die Peribranchialröhren vom Entodermrohr abspalten, während sie Seeliger aus dem mesodermalen Keimstrang, der auch das Nervenrohr liefert, hervorgehen liess. Für mesodermal erklärte Seeliger die Peribranchialstränge auch bei den Salpen, während Brooks hier an ihren ectodermalen Ursprung dachte und Korotneff sie durch Abspaltung vom Entodermrohr entstehen lässt.

Ganz besonders schwierig müssen diese Verhältnisse aber bei Doliolum liegen, indem der Pharyngealraum der Blastozoide (nach Neumann) von den secundären Cloakalsträngen (Fig. 604 *cls'*) geliefert werden soll, diese aber von den in letzter Instanz als Ectodermeinstülpung entstandenen Cloakalsträngen abstammen (Fig. 602 u. 603). Hier würde somit der Pharyngealsack selbst ectodermaler Herkunft sein, und dies hätte dann auch für die Peribranchialsäcke der Knospen zu gelten, wenn diese aus ihm hervorgingen, wie zu vermuthen wäre. Dies ist jedoch nach Neumann's Angaben gar nicht der Fall, auch gehen sie nach dieser Auf-

fassung nicht aus den vorhandenen Zellsträngen des Stolo, etwa aus den Cloakalsträngen hervor, wie Grobben annahm, sondern entstehen später als besondere Ectodermeinstülpungen.

Wenn sich diese letzteren, von Neumann sehr bestimmt gemachten Angaben bewahrheiten, so wird die in der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten bestehende Verwirrung allerdings eine noch weit grössere, als sie an und für sich schon war, und durch die vermuthliche Entstehung des Nervensystems aus einer mesodermalen Anlage, die Herkunft der Musculatur vom Ectoderm (Cloakalstränge) und der Genitalorgane vom Entoderm (Pharyngealstränge) wird sie nicht gerade verringert.

Nach dem hier Mitgetheilten ist der Vergleich der den Stolo von Doliolum zusammensetzenden Zellenstränge mit den Stolosträngen und -röhren anderer Tunicaten nicht ganz leicht, und dennoch wird man an der Homologie des Ventralstolo von Doliolum mit dem Stolo der übrigen Tunicaten nicht zweifeln, zumal diese in ihrer Lage und in ihrem sonstigen Verhalten recht viel Uebereinstimmendes mit ihm zeigen. Wenn die grossen Verschiedenheiten in der Zusammensetzung, bezüglich deren übrigens von fortgesetzten Untersuchungen

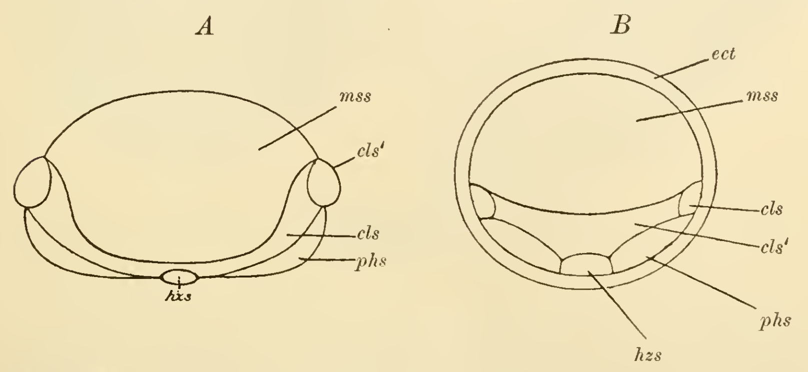


Fig. 605. *A* Querschnitt des Stolo prolifer einer Amme von D. Gegenbauri in weit entwickeltem Zustand, *B* Querschnitt einer Geschlechtsurknospe vom Ventralauswuchs eines Pflegethiers von D. denticulatum. (Nach Neumann, 1906.)

cls Cloakalstränge, *cls'* secundäre Cloakalstränge, *ect* Ectoderm, *hzs* Herzstrang, *mss* Mesodermstrang, *phs* Pharyngealstränge.

weitere Klärungen zu erwarten sein dürften, wirklich in diesem hohen Masse beständen, wie aus dem bisher bekannt Gewordenen und im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen hervorzugehen scheint, so ist anzunehmen, dass die Stolonen in den verschiedenen Abtheilungen der Tunicaten gewisse Abänderungen erfahren haben, die anscheinend bei Doliolum besonders weitgehende sind. Jedenfalls muss man dessen Ventralstolo im Verhältniss zu den Stolonen der Ascidien, Pyrosomen und auch der Salpen einen minder einfachen und mit jenen nicht ohne weiteres übereinstimmenden Bau zuerkennen.

Um nach diesen vergleichenden Betrachtungen zum Ventralstolo von Doliolum selbst zurückzukehren, so stellt er bei der zur Fortpflanzung bereiten Amme ein zapfenförmiges, in Folge der Zusammensetzung aus 8 Strängen rosettenartig erscheinendes Gebilde dar, das rosettenförmige Organ der älteren Autoren. An den einzelnen Strängen haben sich gewisse Veränderungen vollzogen, indem ihre Lagerung gegen einander in Folge von Wachsthum und Verschiebung eine etwas

andere geworden ist, wie die Querschnitte des Stolo in verschiedenen Entwicklungszuständen am besten erkennen lassen (Fig. 603—606). Den grössten Umfang nimmt dabei der dorsale unpaare (Mesoderm-, Nerven-)Strang an. Die Pharyngeal- und Cloakalstränge haben sich nach allmählicher Verschmälerung der Verbindungsbrücken von ihrem Mutterboden, der Wandung des Pharyngealraums und der Cloake, ganz abgelöst. Sie wie die anderen Stränge haben gegenüber dem Mesodermstrang eine Verringerung ihres Umfangs erfahren (Fig. 605 u. 606). Die sekundären Cloakenstränge (*cls'*) sind zu einer breiten flachen Schale geworden, in welcher der höchst umfangreiche Mesodermstrang ruht. Aehnlich ist die Form der Pharyngealstränge (*phs*); an ihrem inneren und äusseren Rand verlaufen der Herzstrang (*hzs*) und die Cloakalstränge (*cls* Fig. 605 u. 606).

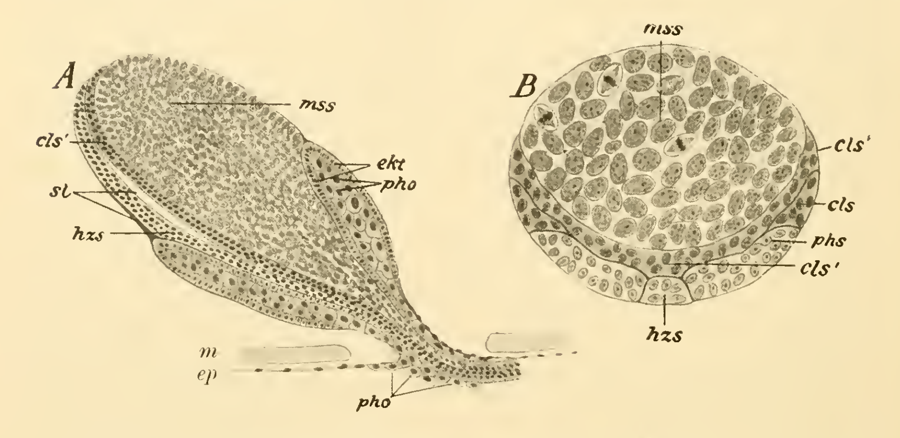


Fig. 606. *A* Sagittaler Längsschnitt durch den völlig entwickelten Ventralstolo der Larve von D. Gegenbauri, etwas schematisirt, *B* Querschnitt durch den von Ectoderm freien Theil eines solchen. (Nach NEUMANN, 1906.)
cls Cloakalstränge, *cls'* secundäre Cloakalstränge, *ekt* Ectoderm, *ep* Körperepithel, *hzs* Herzstrang, *m* Musculatur, *mss* Mesodermstrang, *pho* Phorocyten, *phs* Pharyngealstrang, *sl* Stützlamelle.

Wenn sich die Stolostränge, wie schon erwähnt, von ihrer Knospungsstelle abgelöst haben, nimmt der Stolo nach innen zu eine abgerundete und im Ganzen eine ungefähr keulenförmige Gestalt an (Fig. 606 *A*). Mit dem spitzen Ende dringt er dann allmählich gegen die Körperwand der Larve vor. Die Epidermis bildet hier eine tief in's Innere reichende Duplicatur, deren innere Lage den Stolo als Ectodermschicht bekleidet (Fig. 606 u. 607). Der zwischen Pericard und Bauchwand der Larve gelegene Stolo wächst immer mehr in die Länge und dringt in Form eines Zapfens in den äusseren Mantel und diesen durchbrechend schliesslich auch an die äussere Oberfläche vor, was zu der Zeit geschieht, wenn die Metamorphose der Amme schon weit fortgeschritten ist. Unterdessen geht der Stolo bereits in die Bildung der Knospen ein.

B. Die Bildung, Ablösung und Wanderung der Knospen.

Die **Entstehung der Knospen** am Ventralstolo von Doliolum ist ohne weiteres mit dem entsprechenden Vorgang am Stolo der Pyro-

somen und Salpen zu vergleichen, d. h. es tritt an dem noch mehr verlängerten und nach aussen getretenen Stolo, dessen Spitze am Mutterthier nach hinten gerichtet ist, eine Anzahl Querfurchen auf, welche zunächst nur 4 bis 5 Theilstücke, die „Urknospen" Uljanin's, zur Sonderung bringen (Grobben, Uljanin, Barrois, Fig. 607). Die jungen Knospen zeigen denselben Bau wie der Stolo und verhalten sich in dieser Beziehung also ganz so, wie wir es von den Salpen kennen lernten. Sie sind von dem einschichtigen Ectoderm umgeben und lassen im Innern die vorher vom Stolo beschriebenen Zellschichten erkennen (Fig. 607 u. 609).

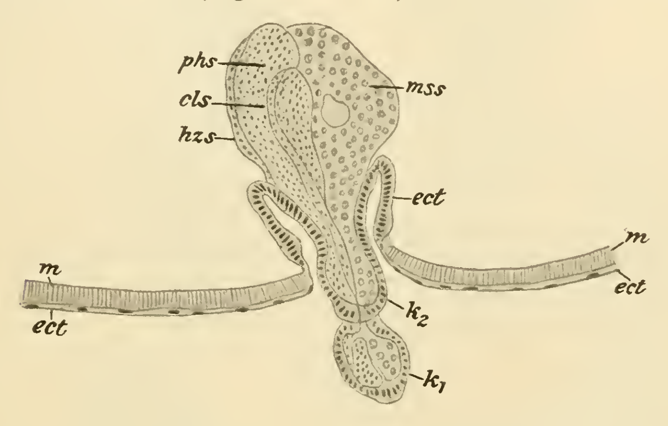


Fig. 607. Ventralstolo von D. denticulatum, schon etwas aus dem Larvenkörper ausgestülpt, mit zwei Knospen (k_1, k_2). (Nach Grobben, 1882.)
cls Cloakalstrang, *ect* ectodermales Epithel der Larve und des Stolo, *hzs* Herzstrang, *m* Musculatur des Larvenkörpers, *mss* Mesodermstrang, *phs* Pharyngealstrang.

Wenn der Stolo immer mehr in die Länge wächst und dadurch zu einem fadenförmigen, sich mehrfach windenden Strang wird (Fig. 610 u. 612), so lassen sich an den grossen Ammen von Doliolum Gegenbauri von der Stelle des ersten deutlichen Auftretens der Einschnürung bis dorthin, wo es zur Loslösung der Knospen kommt, etwa 20 bis 25 mit einander im Zusammenhang stehende Theilstücke erkennen (Neumann). Mit der Entfernung von der Basis des Stolo nimmt die Tiefe der Schnürringe zu. Diese kommen dadurch zu Stande, dass sich an den betreffenden Stellen das Ectoderm einsenkt und seine Zellen sich erhöhen (Fig. 608 *A*, *B*), wodurch die inneren Zellstränge verdrängt werden und die beiden Ectodermlagen schliesslich zur Berührung gelangen (Fig. 608 *C*); indem dann hier die Verschmelzung eintritt, kommt es zur Abtrennung der Knospen (Fig. 608 *D*), deren Zahl sich durch Bildung immer neuer Knospen, wie auch durch deren Theilung stetig vermehrt (Fig. 610 u. 612). Wie man aus diesen Abbildungen erkennt, bleiben sie nicht an ihrer Ursprungsstelle liegen, sondern sie haben die Tendenz, alsbald nach ihrer Ablösung vom Stolo fortzuwandern.

Das **Wandern der Knospen** geschieht in einer höchst eigenartigen Weise. Nachdem Uljanin es durch Aussenden pseudopodienartiger Fortsätze der Ectodermzellen erklärt hatte, konnten Korotneff und Barrois sowohl für Doliolum, wie für Anchinia und Dolchinia feststellen, dass es durch die Wirkung amöboider Zellen er-

möglicht wird, welche Beobachtung durch NEUMANN's eingehende Untersuchungen vollständig bestätigt wurde. Eine solche, durch besondere Zellengruppen hervorgerufene Wanderung der Blastozoide im Cellulosemantel lernten wir auf Grund der Beobachtungen des letztgenannten Autors auch schon in der Pyrosomencolonie kennen (Fig. 569, p 771) und eine freilich in Folge von Wachsthumsvorgängen sich vollziehende Wanderung der von ihrer Ursprungsstelle abgelösten Knospen ist auch von Ascidien (Distomiden) bekannt (vgl. hierzu p. 728—729).

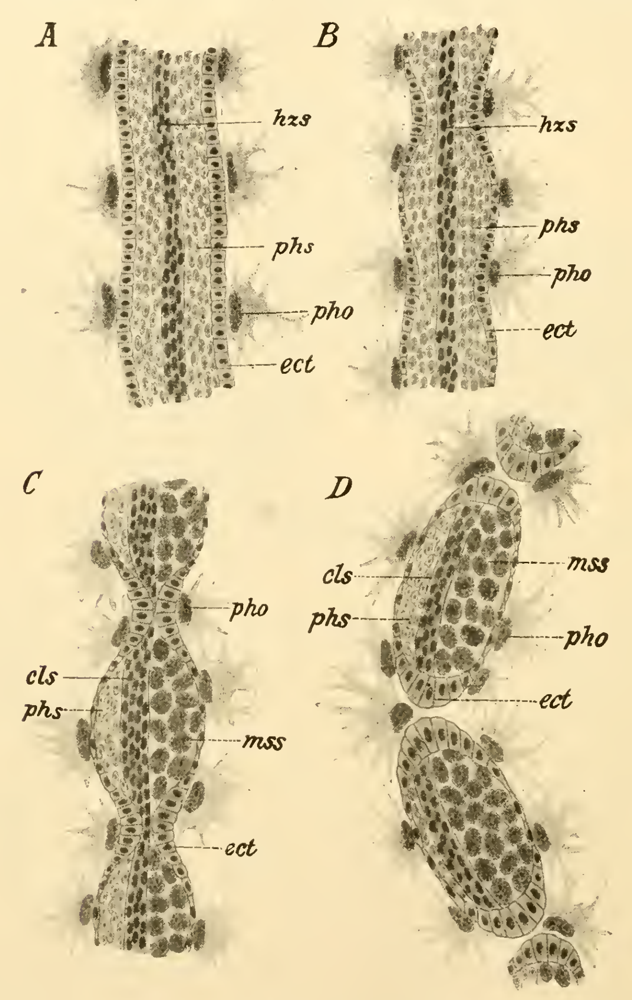


Fig. 608. Distalwärts auf einander folgende Abschnitte des Ventralstolos der Larve von D. Gegenbauri in verschiedenen Zuständen der Knospenbildung, *A* und *B* beginnende Einschnürung, *C* und *D* Durchschnürung. (Nach NEUMANN, 1906.)

cls Cloakalstrang, *ect* Ectoderm, *hzs* Herzstrang, *mss* Mesodermstrang, *pho* Phorocyten, *phs* Pharyngealstrang.

Die von KOROTNEFF als „**Phorocyten**" bezeichneten Wanderzellen entstehen nach seiner, auch von NEUMANN bestätigten Darstellung in der ectodermalen Scheide, welche die Spitze des Stolo und

später, wenn er lang ausgewachsen ist, dessen Basis umgiebt (Fig. 606, 607 u. 610). Hier muss offenbar eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen dieser Falte stattfinden, die in Folge dessen den epithelialen Verband verlassen und, indem sie amöboid werden, aus der Scheidenöffnung herauswandernd sich dicht zu beiden Seiten der Stoloschnur nach deren freien Ende hindrängen (Fig. 610 u. 612). Der Stolo selbst wächst stetig vorwärts, wobei er langsame Oscillationen ausführt und sich in mannigfache Krümmungen legt. Anfangs ganz ungeordnet, legen sich die Phorocyten in zwei Längsreihen am Stolo dicht an einander, später erscheinen sie weniger dicht und ziemlich symmetrisch ungefähr an den Einschnürungsstellen gelagert (Fig. 608 *A* u. *C*), doch verhält es sich nach Neumann nicht so, wie Barrois und Korotneff annahmen, dass für jede Knospe ein Paar Phorocyten bestimmt ist, vielmehr werden den einzelnen Knospen gewöhnlich drei bis vier, selten mehr oder weniger amöboide Zellen zugetheilt (Fig. 608 *D*, 609).

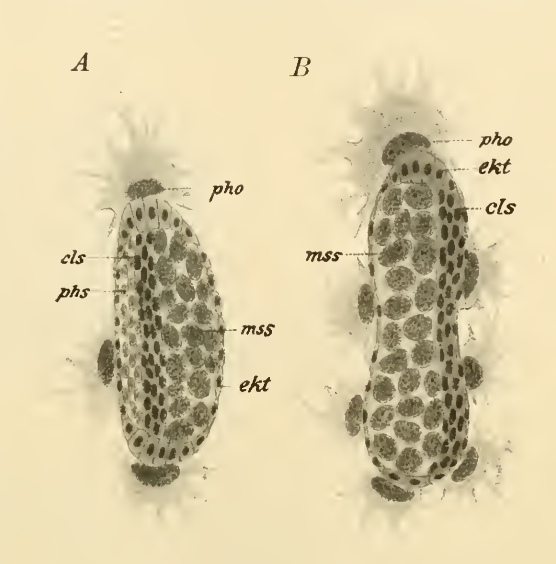


Fig. 609. *A* Wanderknospe von der Ventralseite der Larve von D. Gegenbauri, *B* Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 608.

Ist ausnahmsweise nur eine Transportzelle vorhanden, so findet sie sich am vorderen Pol; wenn nur zwei Zellen da sind, so nehmen sie stets die beiden Pole ein, kommt eine dritte oder vierte Trägerzelle hinzu, so ordnen sich diese an den Seiten der Knospe an; diese Stellung behalten sie während der Wanderung der Knospen im Allgemeinen bei, wenn nicht eine Theilung der letzteren und damit eine Verschiebung der Phorocyten oder, wenn es nöthig ist, deren Vermehrung auf amitotischem Wege eintritt (Neumann).

Die Ablösung der Knospen vom Stolo erfolgt einzeln oder gruppenweise, wobei sie sich zunächst unregelmässig vertheilen, nach links und rechts abweichen, im Ganzen aber doch ihr Endziel nach dem Hinterende der Rückenseite am Larvenkörper inne halten (Fig. 610 u. 612), und zwar erscheint diese Wanderung auffallender Weise der Hauptsache nach, wenn nicht ausschliesslich, an der rechten Körperseite der Larve zu erfolgen (Barrois, Neumann). Das Ziel der Knospenwanderung ist der noch zu besprechende **Rückenfortsatz** oder **Dorsalstolo** der Larve, an dem sie sich fixiren, doch entspricht die Zahl der sich hier anheftenden Knospen nicht der vom Ventralstolo hervorgebrachten, sondern ist erheblich grösser. Es findet eine Vermehrung der Knospen sowohl im Bereich des Rückenfortsatzes, wie auch

während der Wanderung am Larvenkörper statt, und sie besteht in einer blossen Durchschnürung der Knospen, so dass aus einer von ihnen zwei einander gleichwerthige Theilstücke hervorgehen (Fig. 609 *A* u. *B*). Ob die Theilung wiederholt erfolgt und ob nur getheilte oder auch solche Knospen, die keine Theilung durchmachen, sich festsetzen, liess sich bisher nicht nachweisen, doch hält NEUMANN letzteres für wahrscheinlich. Am Dorsalstolo findet dann noch eine besondere Theilungsart der Knospen statt, auf die noch einzugehen sein wird.



Fig. 610. Ventralstolo der Amme von D. Gegenbauri mit abgehenden Wanderknospen. (Nach NEUMANN, 1906.)
ekt Ectodermales Epithel, *hz* Herz, *pho* Phorocyten, *st* Stolo, *L* linke, *R* rechte Seite.

C. Die Festsetzung und weitere Knospenproduction am Rückenfortsatz.

Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, entstehen die Knospen der Dolioliden am Ventralstolo und der sog. Dorsalstolo, zu dem sie

hinwandern, dient im Gegensatz zu der Annahme früherer Autoren, welche in ihm den Keimstock sahen, nur für die weitere Ausbildung der Knospen. Der Rückenfortsatz besteht aus einer nach hinten gerichteten Ausstülpung der Körperwand, die zwischen dem 6. und 7. Muskelreifen entspringt und in die sich der letztere hinein erstreckt (Fig. 599 u. 600). Beim längeren Auswachsen dieses hohlen Zapfens (Fig. 611, 614 *A*) erscheint der basale Theil bedeutend verdickt und geht in den fadenförmigen distalen Theil über; so wächst der Rückenfortsatz bis zur Länge des ganzen Larvenkörpers und weit darüber aus, so dass er diesen fünf bis sieben Mal an Länge übertreffen kann (Uljanin). Der Larvenschwanz ist unterdessen zurückgebildet worden (Fig. 611).

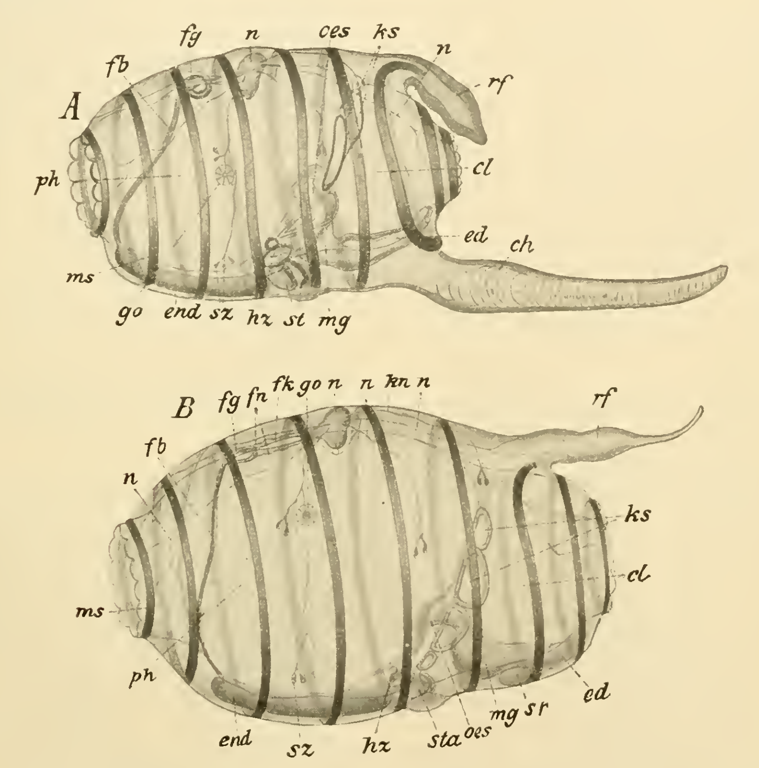


Fig. 611. Aeltere Larven von D. denticulatum; die Larvenhülle ist weggelassen, *A* mit Schwanz, Ventralstolo und Rückenfortsatz, in *B* ist der Rückenfortsatz länger geworden, der Schwanz zurückgebildet. (Nach Neumann, 1906.)

ch Chorda im Schwanz, *cl* Cloake, *ed* Enddarm, *end* Endostyl, *fb* Flimmerband, *fg* Flimmergrube, *fk* Flimmerkanal, *fn* Flimmerbandverv, *go* Gehörorgan, *hz* Herz, *kn* Kiemennerv, *ks* Kiemenspalten. *mg* Magen, *ms* Muskeln, *n* Nervensystem, Nerven, *oes* Oesophagus, *ph* Pharynx, *rf* Rückenfortsatz, *sr* Schwanzrudiment, *st* und *sta* Stoloanlage, *sz* Sinneszellen.

Der Rückenauswuchs besteht hauptsächlich aus einer Epithelschicht, der sie überdeckenden Mantelcuticula und darunter liegendem Bindegewebe, welches in eine Art Scheidewand übergeht, die den Innenraum in einen rechten und einen linken Hohlraum theilt, welche als weite Blutgefässe mit der Leibeshöhle der Amme in Verbindung

stehen. Dieses Verhalten erinnert durchaus an dasjenige der echten Stolonen bei den Ascidien (vgl. p. 737 ff.), doch handelt es sich bei jenen um eine Entodermlamelle, während hier keine Rede davon sein kann, dass sich ein Divertikel des Pharyngealsackes in den Rückenfortsatz erstreckt und daher auch aus diesem Grund der Vergleich mit einem wirklichen Stolo hinfällig wird. Vielmehr hat man es nur mit einer für die Ernährung der Knospen bestimmten Ausstülpung der Körperwand zu thun; sie wird am besten mit ähnlichen, von einem Mantelgefäss versorgten Bildungen der Ascidien verglichen, zumal nicht nur ihre Function, sondern auch ihre Structur eine entsprechende ist und jene ebenfalls von einer bindegewebigen Scheidewand in zwei Blutbahnen geschieden sein können (Uljanin).

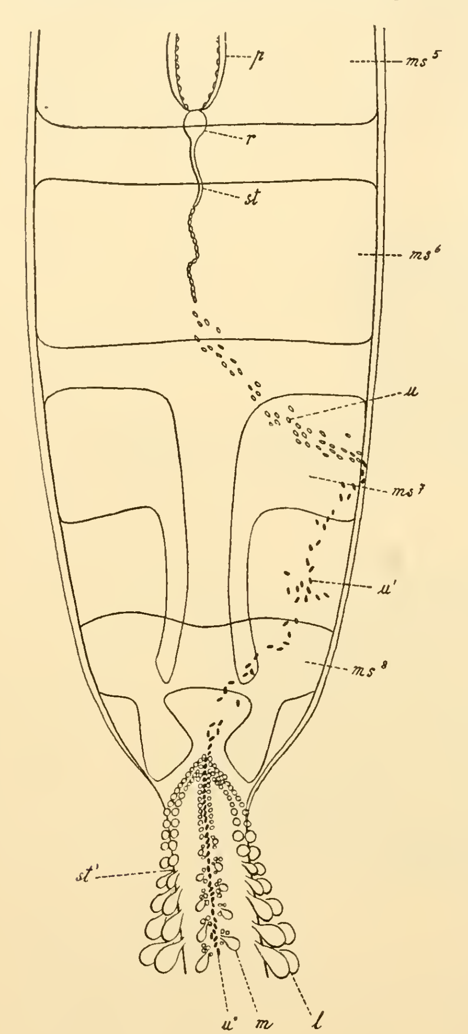


Fig. 612. Hinterer Körpertheil einer grossen Doliolum-Amme, vom Rücken gesehen. (Nach Barrois, 1885.)
l Lateralblastozoide, *m* Medianblastozoide, ms^5—ms^8 5. bis 8. Muskelreifen, *p* Pericardium, *r*—*st* Ventralstolo, *st'* Dorsalstolo, *u* Wanderknospen auf der Ventralseite der Larve, *u'* Wanderknospen auf der Dorsalseite, *u''* Geschlechtsknospen an der Basis der Mediansprosse.

Zu erwähnen ist noch, dass die Epithelzellen der Dorsalwand des Rückenfortsatzes im Gegensatz zu den lateral und ventral gelegenen Zellen besonders hoch und succulent erscheinen, was sich für das Ansetzen der Knospen und ihre Ernährung späterhin sehr wichtig erweist. Bezüglich des ersteren Vorgangs kann gleich hier hinzugefügt werden, dass sich die bei ihrer Wanderung an und auf den Rückenfortsatz gelangten Knospen mit ihren ebenfalls hohen Epidermiszellen wie mit einer Sohle denjenigen der Rückenfläche des Stolo anlegen; dadurch wird nicht nur eine feste Verbindung hergestellt, sondern auch die Möglichkeit einer guten Ernährung der Knospen unter Vermittlung der plasmareichen Epithelzellen von den bluterfüllten Räumen des Stolo her geboten (Uljanin, Neumann).

Ueber das Verhalten der auf den Rückenfortsatz gelangten Knospen und ihre Beziehungen zu den ihn bedeckenden Blastozoiden sind die hauptsächlich in Frage kommenden Autoren (Grobben, Uljanin,

Neumann) verschiedener Meinung, und es ist zur Zeit nicht möglich, darüber völlige Klarheit zu erlangen. Grobben, welcher die Auffassung vertrat, dass der von ihm als Stolo prolifer erkannte Ventralstolo nur rudimentär bleibende Knospen hervorbrächte und die lebensfähigen Knospen vom Dorsalstolo erzeugt würden, nahm eine wurstförmige „Urknospe" an der Basis des Rückenfortsatzes an, deren Aufgabe es sei, durch einen fortgesetzten Theilungsprocess immer neue Knospen von sich abzuschnüren. Dies sollte in der Weise geschehen, dass nach rechts und links sich loslösende Knospen die Lateralsprosse liefern, während ausserdem von der ersten Urknospe neue Urknospen erzeugt werden, die nun ihrerseits erst die Mediansprosse hervorbringen (Grobben).

Für Uljanin mussten sich die Verhältnisse schon dadurch anders gestalten, dass er die Herkunft der am Rückenfortsatz sitzenden Knospen vom Ventralstolo kannte. Nach seiner Auffassung bleiben die zuerst auf den Rückenfortsatz gelangten Knospen an dessen Basis liegen und erweisen sich als „Urknospen", indem sie neue Knospen abschnüren, die sich zu beiden Seiten des Rückenfortsatzes (als Lateralsprosse) in distalwärts fortschreitender Ausbildung anordnen. Später am Rückenfortsatz eintreffende und in seiner dorsalen Mittellinie fixirte Urknospen schnüren die zu den Mediansprossen werdenden Knospen ab, die in abwechselnd stehenden Gruppen beiderseits in der Urknospenreihe aufgestellt sind (Uljanin). Auch bei den medianen ist, wie bei den Lateralreihen, eine distalwärts fortschreitende Entwicklung der Individuen wahrzunehmen (Fig. 615—617).

D. Die verschiedenartige Umbildung der am Rückenfortsatz fixirten Knospen.

Zur Erläuterung des bereits erwähnten und auch weiterhin zu behandelnden verschiedenartigen Verhaltens der Einzelindividuen in der Doliolumkette sei bemerkt, dass ihre Lateral- und Mediansprosse im ausgebildeten Zustand recht verschieden gestaltet sind, wie dies schon den älteren Beobachtern bekannt war und nach der Richtung einer polymorphen Ausbildung gedeutet wurde (Gegenbaur, Keferstein-Ehlers, Fol).

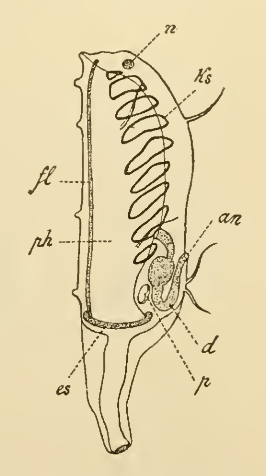


Fig. 613. Lateralblastozoid von D. Mülleri. (Nach Grobben, 1882.)
an Afteröffnung, *d* Darmkanal, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *p* Pericardium und Herz, *ph* Pharynx.

Die Lateralblastozoide (Lateralsprosse, Lateralzoide, Gasterozoide) sind kurzgestielte, nach Art eines tief ausgehöhlten Löffels gestaltete Blastozoide, welche die Tönnchenform verloren haben. Die Höhlung des Löffels entspricht der mit weiter Mündung sich öffnenden Pharyngealhöhle, die Rückwand der nach hinten ausgebuchteten Kiemenlamelle (Fig. 613). Gut entwickelt ist der Darmkanal, denn die Function dieser Individuen ist die der Ernährung und Respiration gleichzeitig für die anderen Blastozoide, sowie auch für die Amme, deren

Darm und Pharyngealapparat zurückgebildet wird (daher die Bezeichnung Gasterozoide). Die Fähigkeit, sich fortzupflanzen oder nach Ablösung vom Stock ein freies Leben zu führen, wie es die Mediansprossen können, kommt ihnen nicht zu.

Die Medianblastozoide (Mediansprosse, Mediozoide, Pflegethiere, Phorozoide) zeigen die vollkommene, tönnchenförmige Gestalt und Organisation der Geschlechtsthiere und jungen Ammen. Nahe dem Hinterende tragen sie an der Ventralseite einen Stiel, mit dem sie vorher am Dorsalstolo der Amme festsassen und der ihnen bei der Ablösung erhalten blieb. An diesem Stiel sitzt eine Anzahl von Knospen (Fig. 614 *B*), aus denen die Geschlechtsthiere hervorgehen, denn die Mediansprosse besitzen keine Geschlechtsorgane, sondern sind nur die „Pflegethiere" der Geschlechtsindividuen, die sie an ihrem Stiel oder Ventralfortsatz tragen, daher die Bezeichnung „Phorozoide".

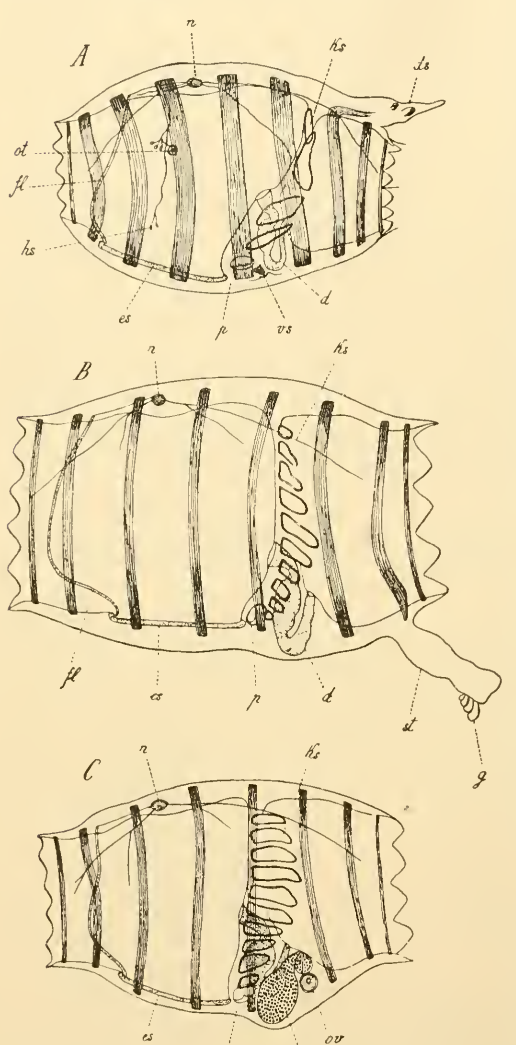


Fig. 614. *A* Amme mit Ventralstolo und Rückenfortsatz, *B* Medianblastozoid (Pflegethier), *C* Sexualblastozoid von D. Mülleri. (Nach GROBBEN, 1882.)

d Darmkanal, *ds* Dorsalstolo, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *g* Geschlechtsknospen, *h* Hoden, *hs* Hautsinnesorgane, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *ot* Otocyste, *ov* Ovarium, *p* Pericardium und Herz, *st* Stiel des Medianblastozoids mit Geschlechtsknospen (*g*), *vs* Ventralstolo.

Die **Urgeschlechtsknospen (Protogonozoide)** sind im embryonalen oder larvalen Zustande am Rückenfortsatz der Amme bezw. am Ventralfortsatz der Pflegethiere verbleibende, aus Wanderknospen entstandene Individuen, welche in diesem niederen Entwicklungszustand zur Fortpflanzung gelangen und Geschlechtsthiere aus sich hervorgehen lassen.

Die **Sexualblastozoide (Geschlechtssprosse, Gonozoide)** sind wie die Phorozoide frei schwimmende Individuen mit vollkommener

Organisation und von tönnchenförmiger Gestalt (Fig. 614 *C*). Ihre Entstehung ist auf die Wanderknospen zurückzuführen, die sich am Stiel der Mediansprosse als „Urknospen" festsetzten, um dort ihrerseits wieder Knospen abzuschnüren, aus denen die Sexualblastozoide hervorgehen (Uljanin, Neumann).

Die ungeschlechtliche Vermehrung des Doliolum führt also zur Bildung eines Stockes mit polymorphen Individuen. Von diesen sind die Lateralzoide (Gasterozoide) in Folge der abgeänderten Organisation und besonders der mangelhaften Musculatur nicht mehr zum freien Leben geeignet; die Medianzoide (Phorozoide) lösen sich hingegen von der Kette ab und nehmen als „Pflegethiere" die von ihnen aufzuziehenden, an ihrem Stiel festsitzenden Gonozoide mit sich. Diese gelangen dann später ebenfalls zur Loslösung und damit zu einem freien Leben, was jedoch bei den auf einem niederen Entwicklungszustand verbleibenden Protogonozoiden nicht der Fall ist.

Kehren wir nach dieser Kennzeichnung der einzelnen Individuen der Kette zu ihrer Herausbildung aus den Wanderknospen und deren Vertheilung am Rückenfortsatz der Amme zurück, so ist der neueste Beobachter dieser Verhältnisse, G. Neumann, der auf den werthvollen Funden von Grobben und Uljanin weiter bauen konnte, der entschiedenen Meinung, dass sowohl die Lateral- wie Medianblastozoide, als auch die Urknospen der Sexualblastozoide auf ursprünglich gleichwerthige Elemente, nämlich auf die vom Ventralstolo abgelösten Wanderknospen zurückzuführen seien. Die Wanderknospen theilen sich allerdings, und zwar sowohl während ihrer Wanderung am Larvenkörper, wie auch an dessen Rückenfortsatz, aber doch nur auf die schon früher (p. 816) besprochene Weise, es entstehen dabei gleichwertige Theilproducte, welche anscheinend wahllos die bestimmten Stellungen am Rückenfortsatz einnehmen, um die vorher gekennzeichneten drei Formen von Blastozoiden zu liefern. Von Urknospen. welche neue Knospen von sich abschnüren, kann demnach nur bei denjenigen am Stiel der Mediansprosse die Rede sein, welche aus sich die Sexualblastozoide hervorgehen lassen, nicht aber bei der Entstehung der Lateral- und Medialblastozoide.

Die Seitenreihen. Wie schon erwähnt, sind es die Individuen der lateralen Reihen, welche zuerst zur Fixirung und weiteren Ausbildung gelangen. Die Wanderknospen verfolgen die letzte Strecke ihres Weges in sehr sicherer Weise und nehmen ihre Stellung in der Nähe der bereits fixirten Knospen, so dass sich eine einreihige oder bei älteren Ammen auch zweireihige Anordnung ergiebt, bei welcher letzteren zumal die Knospen wieder in bestimmter Weise gegen einander orientirt erscheinen. Bei der Wanderung der Knospen ist ihr spitzer Pol nach vorn gerichtet und es besteht die Vermuthung, dass er dem späteren Mundpol entspricht, so dass die Knospen bis zu ihrer Festsetzung eine dem Mutterthiere entgegengesetzte Orientirung zeigen würden. Die bisher zur Längsaxe der Amme parallel gerichtete Längsaxe der Knospen wird bei der Fixirung vertical zu jener gestellt, indem die Knospen mit Hilfe der Phorocyten aufgerichtet werden und zwar so, dass ihr Mundpol vom Rückenfortsatz weg gewendet ist, wie dies der späteren Orientirung der Latero- oder Gasterozoide entspricht.

Wenn auch die Knospen zur Zeit ihrer Festsetzung eine rundliche Gestalt annehmen, so ermöglicht die früher kennen gelernte

Zusammensetzung aus einzelnen Zellsträngen (Fig. 608 u. 609) dennoch ihre Orientirung. Ausser der schon erwähnten Aufrechtstellung ist diese so, dass die durch das Nervensystem gekennzeichnete Dorsalseite nach aussen, die Ventralseite nach innen, der gegenüber liegenden Reihe zugewendet erscheint (Fig. 615). Da die Längsaxe der Lateralzoide senkrecht zu derjenigen des Rückenfortsatzes steht, so muss auch ihre Medianebene vertical zu derjenigen des Rückenforsatzes und des Mutterthieres gerichtet sein (Fig. 615). Die gleiche Orientirung gilt auch für die Medianzoide. wie sich ebenfalls aus der schematischen Fig. 615 ergiebt, wenigstens insoweit die Blastozoide hier bereits ihre endgültige Lage eingenommen haben.

Das zuletzt geschilderte Verhalten der Blastozoide an der Kette von Doliolum fordert zu einem Vergleich mit den Orientirungsverhältnissen der Individuen an der Salpenkette heraus. Auch bei ihr sind die Rückenflächen der Blastozoide nach aussen, die Bauchflächen dagegen nach innen gerichtet (Fig. 592—598, p. 794—801), wie auch ihre Medianebenen senkrecht zu derjenigen des Stolos und Mutterthieres gestellt sind. Die Factoren aber, welche die im Ganzen recht

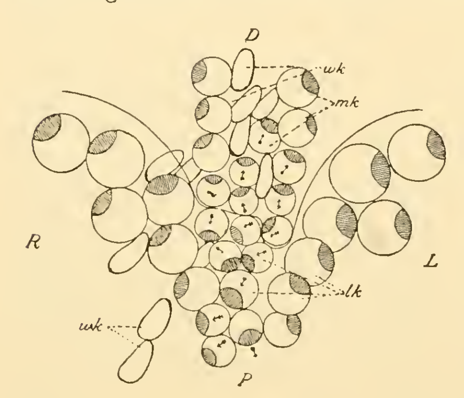


Fig. 615. Basaltheil des Rückenfortsatzes einer Amme von D. denticulatum zur Erläuterung der in Differenzirung begriffenen Lateralknospen (*lk*) und Medianknospen (*mk*). Die Anlage des Nervensystems ist durch Schraffirung angegeben und lässt erkennen, ob die Knospen bereits zur Ruhe gekommen sind oder nicht; im ersteren Falle ist sie nach rechts (*R*) oder links (*L*) gerichtet. *D* distal, *P* proximal, *wk* die länglichen Wanderknospen. (Nach Neumann, 1906.)

gleichartige Anordnung der Individuen bewirken, sind in beiden Fällen ganz verschiedene, denn bei den Salpen kann an den von Anfang an fest mit einander verbundenen Individuen die für die spätere Stellung nothwendige Ortsverschiebung und Drehung nur durch Wachsthumsprocesse hervorgebracht werden, während sie bei den ziemlich frei beweglichen und mit der Unterlage nur lose verbundenen Doliumknospen weit leichter zu bewerkstelligen ist. Freilich sind die Kräfte, welche die Bewegungen leiten und die richtige Einstellung der Knospen bewirken, im letzteren Falle noch schwieriger zu beurtheilen.

Die Mittelreihen. Die Mediozoide gehen wie die Laterozoide ebenfalls aus den an der Basis des Rückenfortsatzes in grosser Menge versammelten Wanderknospen hervor. Von diesen hat sich schon eine Anzahl in der vorher angegebenen Weise zu Lateralsprossen fixirt (Fig. 616). Von der Seite her wandern immer neue Knospen zu und drängen sich zwischen den schon gebildeten ersten Gliedern der rechten Seitenreihe hindurch, um sich zum Theil abzurunden und zur baldigen Fixirung zu gelangen, zum anderen Theil aber in der Mediane am Rückenfortsatz distalwärts weiter zu wandern, wie das Beibehalten ihrer länglichen Form zeigt (Fig. 615 u. 616, *wk*). Aus diesen gehen dann die Mediozoide und die Geschlechtsurknospen hervor.

Distalwärts lassen sich aus der Menge der länglichen und runden Knospen bald zwei Reihen bereits grösser gewordener und nach der Basis zu an Umfang abnehmender Knospen erkennen, die beiden Mittelreihen, deren Individuen alternirend stehen (Fig. 615 u. 616, *mk*). Diese zuerst hervortretenden Medianzoide sind jedoch nicht die einzigen Individuen der Mittelreihen, sondern in gesetzmässiger Weise fügen sich vor (proximal von) den bereits fixirten Medianknospen andere Wanderknospen, die sogenannten Ersatzknospen I. Ordnung, ein (Fig. 617 *ek'*), denen dann in entsprechender Weise Ersatzknospen II., III. und IV. Ordnung folgen (Fig. 617 u. 618), welcher Vorgang

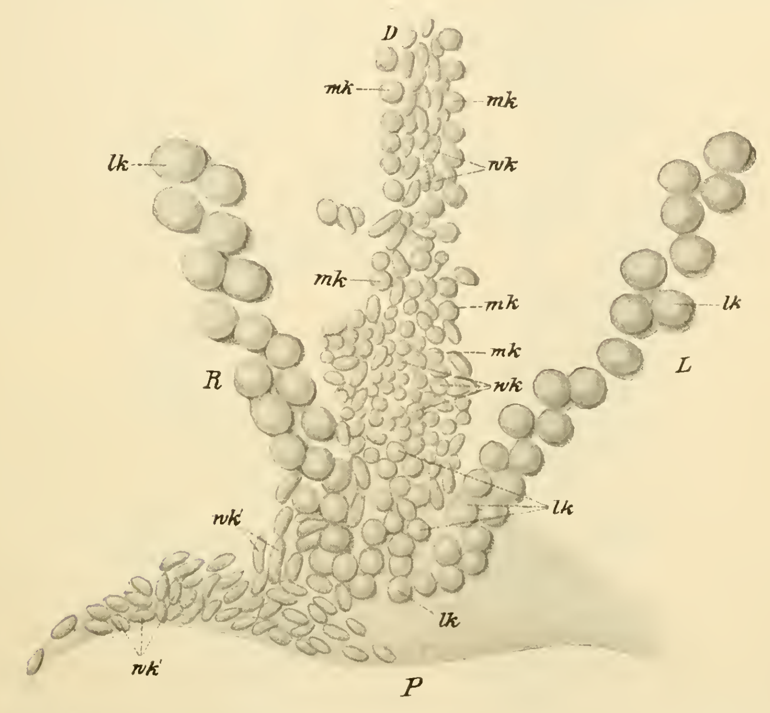


Fig. 616. Basaltheil des Rückenfortsatzes einer alten Amme von D. Gegenbauri zur Erläuterung der Anwanderung und Differenzirung der Knospen in Lateral- und Mediansprosse. (Nach NEUMANN, 1906.)
D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links.
lk Lateralknospen, *mk* Medianknospen, *wk* Wanderknospen, *wk'* in Theilung begriffene Wanderknospen.

sich je nach dem Wachsthum des Rückenfortsatzes gewiss noch mehrfach wiederholen kann. Die Zahl der Blastozoide in den Medianreihen wird dadurch entsprechend vergrössert, abgesehen davon allerdings, dass späterhin die distalwärts gelegenen, weiter ausgebildeten Individuen bereits zur Ablösung gelangten.

Nachdem die ersten Ersatzknospen in die Medianreihen eingetreten und noch ehe die Ersatzknospen II. Ordnung gebildet sind, tritt eine weitere Reihe regelmässig fixirter Knospen auf, und zwar dadurch, dass sich je eine Wanderknospe auf den Stiel der ersten Medianknospen (*mk*) festsetzt (Fig. 617 u. 618 *guk'*). Dadurch werden

die Geschlechtsurknospen I. Ordnung geliefert. Ihnen folgen die Geschlechtsurknospen II. Ordnung, indem sich die Wanderknospen am Stiel der Ersatzknospen I. Ordnung festsetzen und dasselbe geschieht dann an den Ersatzknospen II. Ordnung, wodurch die Geschlechtsurknospen III. Ordnung gebildet werden (Fig. 618). Die Festsetzung der Geschlechtsurknospen wechselt also mit derjenigen der Ersatzknospen ab; letztere treten proximal vor die ersten Medianknospen

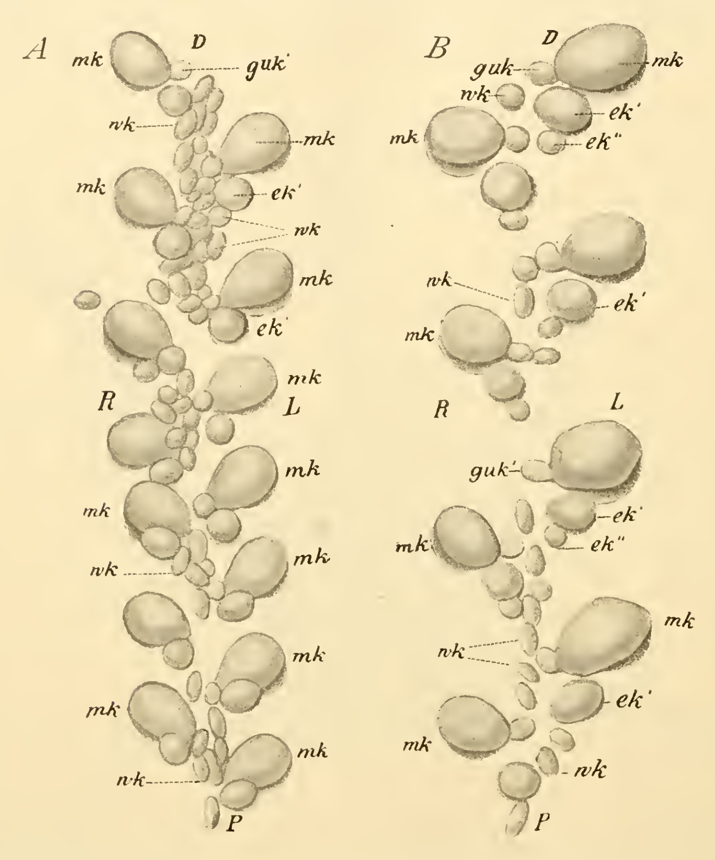


Fig. 617. Mediane Partie des Rückenfortsatzes einer alten Amme von D. Gegenbauri. *A* mehr proximal, *B* mehr distal. (Nach Neumann, 1906.)
ek' und *ek''* Ersatzknospen I. und II. Ordnung, *guk'* Geschlechtsurknospen I. Ordnung, *mk* Medianknospen mit den Geschlechtsurknospen an der Basis, *wk* Wanderknospen. *D* distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links.

und ebenso diejenigen höherer Ordnung immer proximal vor die niederer Ordnung (Fig. 617), worauf den Ersatzknospen die Geschlechtsurknospen derselben Ordnung folgen (Fig. 618). Dieses Verhalten wurde von Neumann in der folgenden einfachen Formel zum Ausdruck gebracht:

mk	*mk*	*mk . guk'*	*mk . guk'*	*mk . guk'*	*mk . guk'*	*mk . guk'*	*mk . guk'*
	ek'	*ek'*	*ek'*	*ek' . guk''*	*ek' . guk''*	*ek' . guk''*	*ek' . guk''*
			ek''	*ek''*	*ek''*	*ek'' . guk'''*	*ek'' . guk'''*
					ek'''	*ek'''*	*ek'''*
							ek''''

Es ergiebt sich hieraus, dass stets an diejenigen Knospen, welche bereits eine etwas weitere Ausbildung erlangt haben, neue Wanderknospen zur Fixirung herantreten und somit also von der ersteren auf die letzteren eine gewisse Anziehung ausgeübt wird. Die fixirten Knospen sind demnach zuletzt für die Richtung der Wanderung und deren Abschluss massgebend; es ist wahrscheinlich, dass schon die ersten, am Rückenfortsatz fixirten Lateral- und Medianknospen in dieser Beziehung auf die Art der Festsetzung der nachfolgenden Wanderknospen bestimmend einwirken.

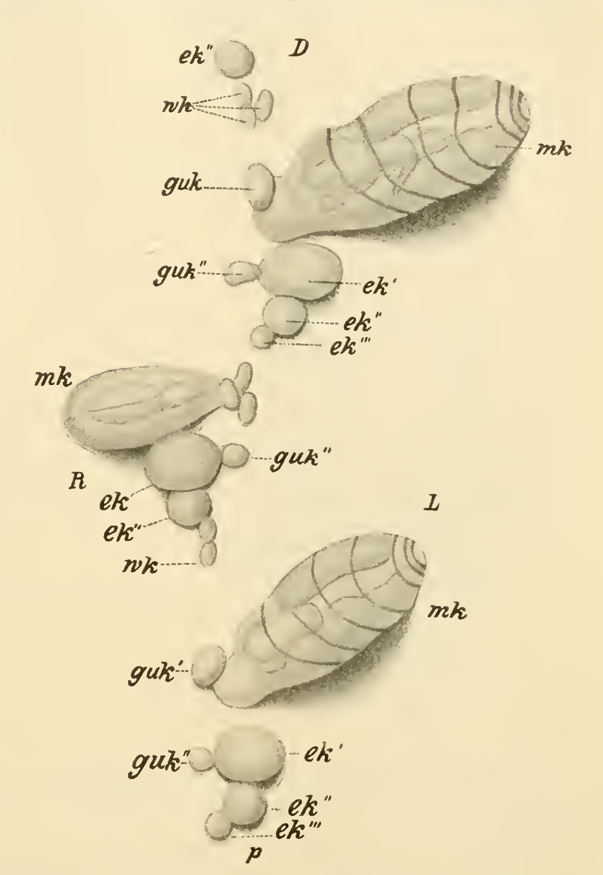


Fig. 618. Mediane Partie des Rückenfortsatzes einer alten Amme von D. Gegenbauri, weiter differenzirt. (Nach NEUMANN, 1906.)

Bedeutung der Buchstaben wie in der vorhergehenden Figur und Formel.

Die Geschlechtsurknospen und Geschlechtsknospen. Die Entstehung der Geschlechtsurknospen aus Wanderknospen, welche sich auf dem Stiel der Median- und Ersatzknospen festsetzen, wurde bereits vorher besprochen (Fig. 617 u. 618). Für gewöhnlich ist es nur eine Geschlechtsurknospe, welche auf diese Weise zu Stande kommt, seltener sind es deren zwei oder gar drei. Aehnlich den Lateral- und Mediansprossen erhalten auch die Urgeschlechtsknospen eine ganz bestimmte Orientirung; wenn diese erlangt ist, beginnt die Abschnürung der Geschlechtsknospen, die dann abermals durch Phorocyten forttransportirt und nicht weit vom Ort ihrer Entstehung ebenfalls in bestimmter Weise und zwar so orientirt werden, dass sie mit der Rückenseite nach aussen gerichtet sind, wie wir dies bereits von den Lateral- und Mediansprossen kennen lernten.

Die Geschlechtsknospen, welche in grösserer Zahl (20, 25 bis 35 und wohl noch mehr) erzeugt werden können, lagern sich distal von der Urgeschlechtsknospe, und zwar wieder in bestimmter Ordnung, an, die sich am besten aus einer Betrachtung der Fig. 619 und 620 ergiebt. Die Geschlechtsknospen sitzen nun derartig angeordnet am

Stiel des Medianzoids (Pflegethiers) fest, den man jetzt als dessen Ventralfortsatz zu bezeichnen pflegt (Fig. 618—622). Diesem Stiel schmiegt sich die Urgeschlechtsknospe eng an, wozu sie durch ihre längliche, wurstförmige Gestalt besonders geeignet ist (Fig. 619 u. 620). Sie ist wesentlich grösser als die von ihr hervorgebrachten Geschlechtsknospen und bewahrt diesen Umfang auch ziemlich lange trotz der von ihr aus erfolgenden fortgesetzten Production von Knospen, bis sie sich schliesslich erschöpft und degenerirt, oder vom Stiel abfällt, ohne einen höheren Entwicklungszustand erlangt zu haben.

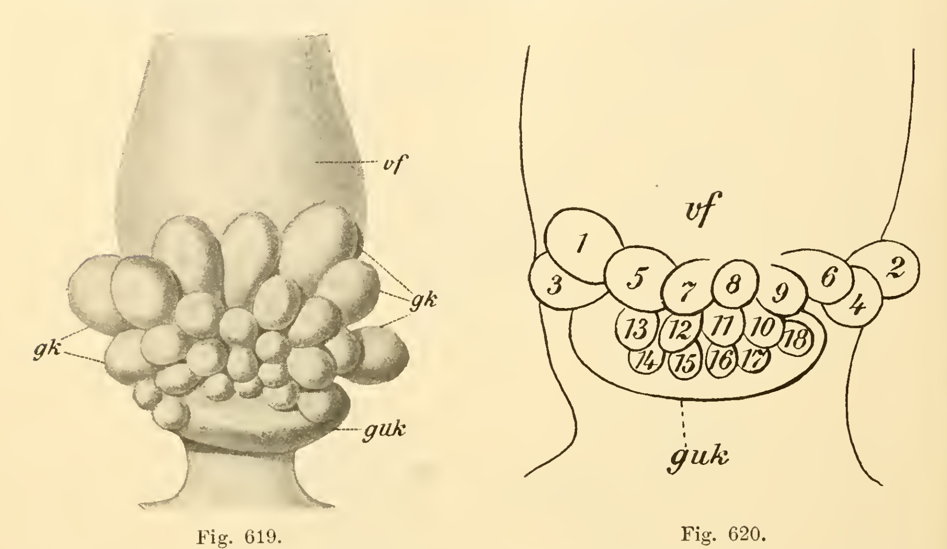


Fig. 619. Fig. 620.

Fig. 619. Ventralfortsatz (*vf*, Stiel) eines Pflegethiers (Phorozoids) von D. Gegenbauri mit Geschlechtsurknospe (*guk*) und zahlreichen Geschlechtsknospen (*gk*). (Nach Neumann, 1906.)

Fig. 620. Ventralfortsatz (*vf*, Stiel) eines Pflegethiers (Phorozoids) von D. denticulatum, um die Aufeinanderfolge der von der Geschlechtsurknospe (*guk*) gelieferten Geschlechtsknospen (*1—18*) zu zeigen. (Nach Neumann, 1906.)

Wie bei den Wanderknospen hat man es also bei den Urgeschlechtsknospen mit einer Theilung im embryonalen oder larvalen Zustand zu thun, nur dass bei den letzteren die Theilungen wiederholt stattfinden, auch die abgeschnürten Theilstücke erheblich kleiner sind als das sie hervorbringende jugendliche Individuum (Fig. 619, 620), so dass man den Vorgang auch als Knospung angesprochen hat. Aehnliche Theilungs- oder Knospungsvorgänge im embryonalen Zustand lernten wir schon früher (p. 647 u. 513) bei Bryozoen und Cölenteraten, sowie von den Ascidien (p. 728) kennen.

Wenn sich das Pflegethier vom Rückenfortsatz der Amme loslöst, trägt es an dem erheblich verlängerten und verbreiterten Stiel, seinem Ventralfortsatz, die Gruppe der Geschlechtsknospen mit sich; diese bringen bei ihrer fortschreitenden Entwicklung ihrerseits einen Stiel zur Ausbildung, der sie mit dem Ventralfortsatz des Pflegethiers verbindet.

Nachdem der hauptsächlichsten Differenzen in der Auffassung der Knospungsvorgänge am Ventral- und Dorsalstolo von Doliolum schon vorher gedacht werden mußte, wurden die späteren Knospungsprocesse und

die Vertheilung der Knospen am Rückenfortsatz der Larve so dargestellt, wie sie sich aus NEUMANN's hauptsächlich auf GROBBEN's und ULJANIN's Untersuchungen fussenden Beobachtungen ergeben. Auf manche Beziehungen der einzelnen Knospenformen unter sich, z. B. der Individuen der Lateralsprossenreihen, der Mediansprossen und ihrer Ergänzungsknospen, der Geschlechtsurknospen und Geschlechtsknospen, besonders was die Aenderung in der Orientirung der letzteren anbetrifft, konnte nicht näher eingegangen werden: wir müssen dieserhalb auf die Originalarbeiten von NEUMANN, ULJANIN und GROBBEN verweisen.

Aus dem im Vorstehenden über die einzelnen Knospenarten des Doliolum Mitgetheilten ergiebt sich die höchst beträchtliche Zahl der von und an einer „Amme“ erzeugten Individuen. Dass ihre Anzahl eine sehr grosse werden kann, geht schon aus den hier gegebenen Abbildungen einzelner Theile des Rückenfortsatzes hervor (Fig. 616 bis 618); sie wird auf einem etwa 18 cm langen Rückenfortsatz von D. Gegenbauri auf mehr als 1000 geschätzt, von denen dann die Medianzoide bezw. die an ihnen festsitzenden Urgeschlechtsknospen ihrerseits wieder 20—30 Geschlechtsindividuen hervorbringen können (NEUMANN). Man sieht daraus, dass die Fähigkeit einzelner Individuen zur Erzeugung von Nachkömmlingen auf ungeschlechtlichem Wege eine ganz enorme ist.

E. Die weitere Ausbildung der Blastozoide.

Entwicklung der Gastero-, Phoro- und Gonozoide.

Der Ausgangspunkt für die verschiedenartigen Individuen der Doliolumkette (Gastero- und Phorozoide, Urgeschlechtsknospen und Gonozoide) ist der gleiche, nämlich die aus den 8 bezw. 7 Längssträngen bestehende und vom Ectoderm bekleidete Wanderknospe, wie wir sie als abgeschnürtes Theilstück des Ventralstolo kennen lernten (Fig. 608 u. 609). Ihre weitere Entwicklung verläuft im Ganzen ziemlich übereinstimmend, gleichviel ob es sich um das eine oder andere der genannten Individuen handelt; es wird also genügen, die Entwicklung einer Individuenart zu besprechen, und da die Geschlechtsindividuen die vollständigsten sind, greifen wir diese heraus, um dann die Abweichungen in der Entwicklung der Median- und Lateralzoide hinzuzufügen.

Die Sexualblastozoide (Gonozoide).

Wenn die Wanderknospen zur Festsetzung gelangen, erleiden sie nicht nur die schon erwähnte Aenderung ihrer Gestalt, sondern auch eine solche ihres inneren Baues (Fig. 617, 618). Mit dem Uebergang der länglichen in die runde Form fand vor Allem eine Verlagerung der Zellstränge statt, die nicht mehr der Länge nach parallel angeordnet, sondern gegen einander verschoben erscheinen. So nimmt die Anlage des Nervensystems nicht mehr die ganze Länge der mit dem Mundpol aufgerichteten Knospe ein, sondern wird am basalen Ende durch die Genitalanlage verdrängt (Fig. 621). Erstere geht aus dem Mesodermstrang, letztere nach der sehr bestimmt gemachten Angabe NEUMANN's aus den beiden Pharyngealsträngen der Wanderknospe hervor, indem diese nur durch den dünnen Herzstrang getrennten Stränge mit einander verschmelzen (Fig. 604, p. 808, Fig. 621).

Unter der Nervenmasse, etwa die Mitte der Ventralseite einnehmend, hinten von der Genitalanlage, ventral von der Anlage der Musculatur, dorsal von der Nervenanlage begrenzt, liegt der Pharyngealsack (Fig. 621 *A*), der bereits eine spaltförmige Höhlung erkennen lässt und aus den secundären Cloakalsträngen (*cls'*) hervorgehen soll (Neumann, Fig. 603—606), indem diese sich von den umgebenden Zellsträngen lösen und ihre Zellen eine regelmässige epitheliale Anordnung gewinnen. Die Muskeln rühren nach Neumann von den paarigen Cloakalsträngen (*cls*) her, die sich nach der Ventralseite hin verbreiten (Fig. 604, p. 808, u. Fig. 621). Die Bedeutung des Herzstranges (*hzs*) lässt Neumann unentschieden; vielleicht hat dieser Strang nur Blutzellen zu bilden. Jedenfalls soll das Herz nicht daraus hervorgehen, wie Grobben und Uljanin glaubten, sondern späterhin aus der Wand der Pharyngealhöhle gebildet werden.

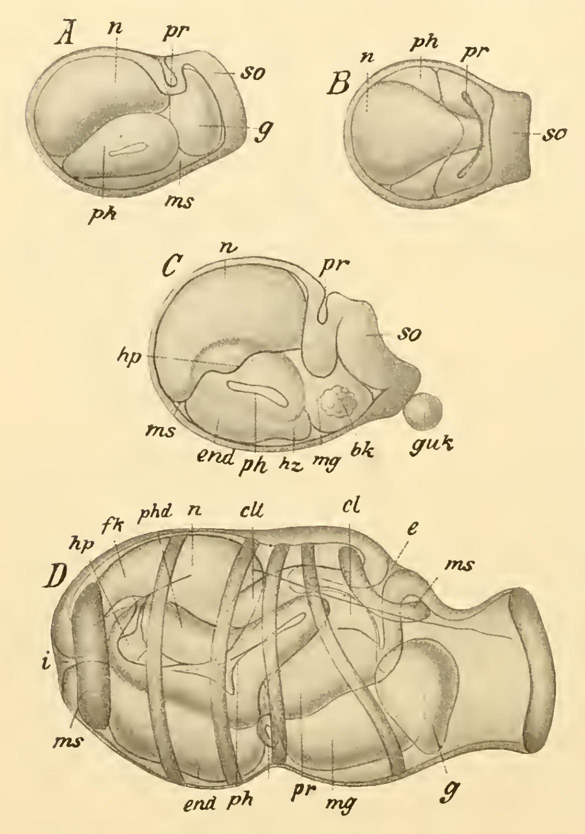


Fig. 621. *A* junge, unlängst fixirte Geschlechtsknospe, *B* Medianknospe, vom Rücken gesehen, *C* etwas ältere Medianknospe, *D* ältere Geschlechtsknospe, alle vier von D. denticulatum. (Nach Neumann, 1906.)

bk Haufen von Blutkörperchen, *clt* dorsale Cloakentube, *ms* Mesodermanlage und Muskeln, *phd* dorsales Divertikel der Pharyngealhöhle; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 622.

Die weitere Ausbildung des Pharyngealraumes erfolgt auf die Weise, dass von ihm aus zwei Divertikel dorsalwärts zwischen Nervensystem und Epidermis vordringen (Fig. 621), wobei die mediane Partie ventralwärts kielartig auswächst, um dadurch die Endostylrinne zu bilden (Fig. 621). Zngleich erstreckt sich ein anderes Divertikel in der Mediane nach hinten gegen die Geschlechtsanlage, die Anlage des Darmkanals (Fig. 621). Zwischen diesem letzteren Divertikel endlich und dem Hinterende der Endostylrinne tritt eine bläschenförmige Ausstülpung der ventralen Pharynxwand hervor, nach Neumann die Anlage des Herzeps (Fig. 621 *C*).

Für die weitere Ausgestaltung des Pharyngealapparates ist die Bildung der Cloake von Bedeutung, die nach Uljanin in Form

einer unpaaren, nach Neumann hingegen als paarige Einstülpung des Ectoderms auftritt und zwar an der Dorsalseite der Knospe, deren hinterem Ende genähert (Fig. 621). Der Vorgang entspricht durchaus demjenigen, wie er für die Entwicklung der Cloake am Oozoid beschrieben wurde (vgl. p. 803, Fig. 599—602). Wie dort, so fliessen auch hier die beiden seitlichen Peribranchialeinstülpungen zu einem gemeinsamen medianen Raum zusammen, welcher durch die unpaare Egestionsöffnung ausmündet (Fig. 621 *B—D*). Die Peribranchialtaschen dringen dann zwischen Epidermis und Darmtractus gegen die Ventralseite vor, wo sie bis in die unmittelbare Nähe des Endostylendes gelangen (Fig. 621 *D*).

Die weitere Ausbildung des Peribranchialraumes kann hier nicht verfolgt werden, jedoch ist auf seine eigenartige Entwicklung noch ganz besonders hinzuweisen. Diese stimmt, wie schon erwähnt, mit der Entwicklung am Oozoid, sowie auch mit der Embryonalentwicklung anderer Tunicaten, nicht aber mit deren Knospenentwicklung überein, indem Peribranchialraum und Cloake der Blastozoide bei Ascidien, Pyrosomen und Salpen als Abfaltung von der (zumeist entodermalen) Pharyngealanlage zu entstehen pflegen. Bei den Dolioliden liegen also in dieser Beziehung besondere, mit der Embryonalentwicklung übereinstimmende und insofern vielleicht ursprünglichere Verhältnisse vor. Man hat daran weitergehende Schlussfolgerungen über die Homologie der auf die eine oder andere Weise entstehenden Organe in den verschiedenen Abtheilungen der Tunicaten geknüpft, doch würde eine abermalige Erörterung dieser Fragen zu viel Platz in Anspruch nehmen, weshalb auf die früheren Ausführungen (p. 744 ff., 765 u. 780), sowie auf diejenigen der dort genannten Autoren, speciell auch Neumann's (1906, p. 110, 115 ff. u. 181 ff.) verwiesen sei.

Mit den vorher erwähnten Umbildungen des Pharyngealsackes war seine Gliederung in den mit dem Endostyl versehenen Pharyngealranm und den Darmkanal schon vollzogen, doch fehlt noch die Verbindung mit dem Peribranchialraum. An den Stellen, an welchen Theile der Pharyngealwand mit solchen der Cloake zusammenstossen, kommt es zur Verschmelzung und zum Durchbruch, d. h. zur Bildung der Kiemenspalten (Fig. 622). Dies geschieht nicht nur an der Hinterwand des Pharyngealsackes im Bereich der vorerwähnten beiden ventralen Cloakentaschen, sondern auch an seiner Dorsalwand, wohin sich zwei dorsale Ausstülpungen der Cloake erstreckt hatten. Die Bildung der Kiemenspalten beginnt an der mittleren dorsalen Decke des Pharyngealraumes, um nach dessen Hinterwand fortzuschreiten. Im Gegensatz zu dem Verhalten des Oozoids, bei dem nur eine geringe Zahl von Kiemenspalten gebildet wird, erfährt diese in der Knospe eine fortwährende Vermehrung, die noch bei dem alten Thier weiter geht. Die Kieme wird jetzt zu einer bei den einzelnen Arten verschieden gestellten, mehr ebenen oder gewölbten Lamelle (Fig. 622 u. 624), deren vorderer Anheftungspunkt je nach der Erstreckung der vorderen Cloakendivertikel ziemlich weit hinten liegen bleibt (bei D. Mülleri in der Gegend des 5. Muskelreifens) oder recht weit nach vorn verrückt wird (bei D. denticulatum bis vor den 2. Muskelreifen). Der Oesophagus hingegen, in dessen Nähe die ventrale Endigung der Kiemenlamelle liegt, findet sich ziemlich regelmässig im Bereich des 5. Muskelstreifens (Fig. 622).

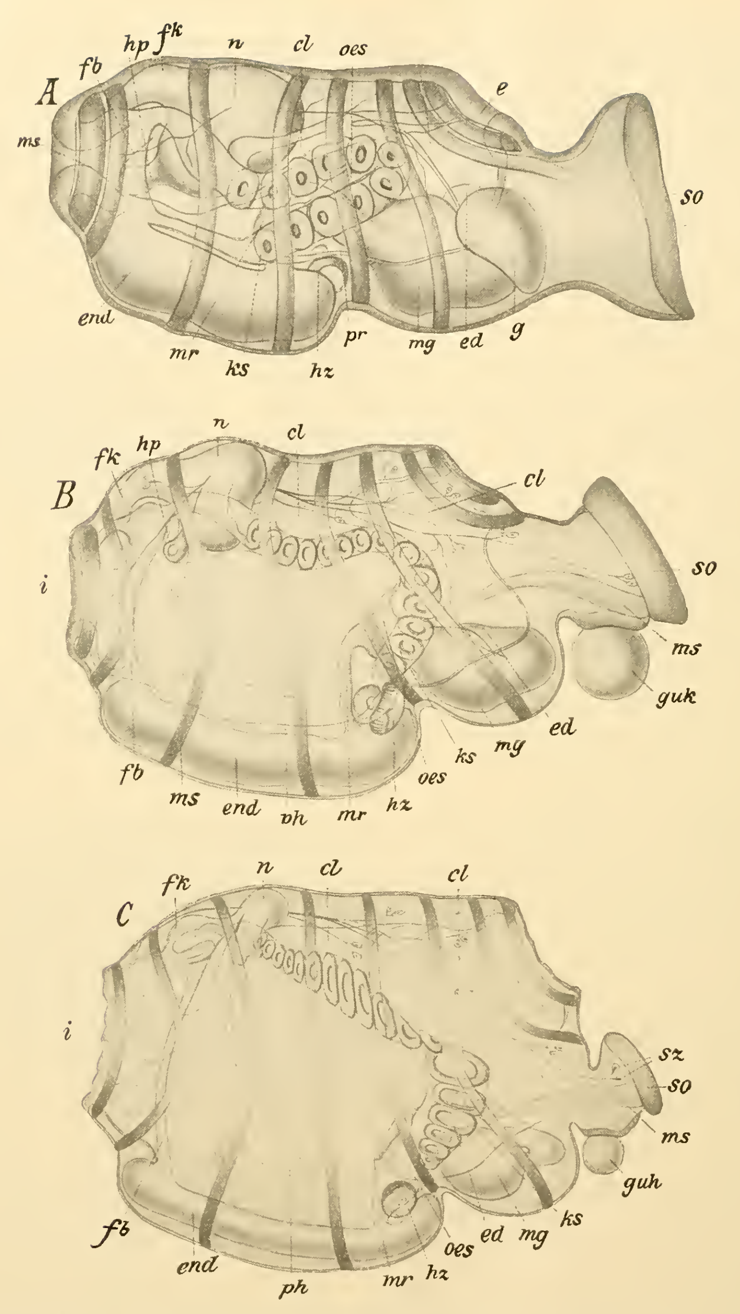


Fig. 622. *A* weiter entwickeltes Geschlechtsthier von D. denticulatum, *B* und *C* ältere Mediansprosse (Pflegethiere) von D. Gegenbauri. (Nach NEUMANN, 1906.)

cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *end* Endostyl, *fb* Flimmerband, *fk* Flimmerkanal, *g* Geschlechtsanlage, *guk* Geschlechtsurknospe, *hp* Hypophyse, *hz* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenlamelle mit Kiemenspalten, *mg* Magen, *mr* Mundrinne, *ms* Muskeln, *n* Nervensystem, *oes* Oesophagus, *ph* Pharynx, *pr* Peribranchialtasche, *so* Sohle, mit der die Knospen festsitzen, *sz* Sinneszellen.

Die Muskelreifen werden von der schon erwähnten ventralen Muskelzellplatte aus gebildet, indem während der besprochenen Umbildungsvorgänge des Pharyngeal- und Cloakenraumes, sowie des Nervensystems, von ihr aus Zellen und Zellgruppen nach oben rücken, um unter fortschreitender Vermehrung die ihnen eigenthümliche regelmässige Lagerung anzunehmen.

Die letzteren Entwicklungsvorgänge lassen die endgiltige Form des Blastozoids bereits deutlicher hervortreten, wozu noch andere, mit der weiteren Ausbildung des Pharynx und der Cloake zusammenhängende Veränderungen beitragen. So ist die ectodermale Mundbucht aufgetreten und mit der Vorderwand des Pharynx verschmolzen, so dass dadurch die Ingestionsöffnung entstand (Fig. 621 *D*). Die Egestionsöffnung, welche vorher am Rücken lag, wird durch ein starkes Wachsthum der Rückenfläche nach hinten verschoben, um auf diese Weise allmählich ihre endgiltige Lage gegenüber der Ingestionsöffnung einzunehmen (Fig. 621 u. 622). Der zuerst in der Längsaxe der Knospe gelegene breite Stiel bleibt gegenüber dem ganzen Körper des Blastozoids im Wachsthum zurück, wobei er mehr gegen die Ventralseite verlagert wird und der nach hinten rückenden Egestionsöffnung Platz macht (Fig. 621 u. 622). Er erscheint schliesslich nur noch als ein kleiner Anhang der Ventralseite und wird bei den Gonozoiden abgeschnürt, während er bei den Phorozoiden als Träger der Geschlechtsknospen erhalten bleibt, wie wir bereits früher (p. 826) hörten.

Von den inneren Entwicklungsvorgängen, die zur Ausbildung des Gonozoids führen, ist noch die Umgestaltung der Anlage des Nervensystems zu erwähnen. Wir verliessen sie als eine höchst umfangreiche Zellenmasse an der Rückenseite des jungen Blastozoids (Fig. 621 *A*—*C*). Mit dem Wachsthum des Blastozoids tritt sie gegenüber dem ganzen Körperumfang mehr und mehr zurück (Fig. 621 u. 622). Im hinteren Bereich des Körpers wird sie durch die dort stattfindende Ausbreitung der Cloake verdrängt (Fig. 621 *C* u. *D*). Ungefähr zu dieser Zeit tritt in Form einer knopfförmigen Ausstülpung an der Ventralseite der Neuralanlage die Hypophyse auf (Fig. 621 *C*), welche die Dorsalwand der Pharyngealhöhle vor sich her treibt. Diese dringt gleichzeitig gegen den vorderen Theil der Neuralanlage vor, die sich dadurch verjüngt und zum Flimmerkanal auszieht (Fig. 621 *D*). Die Nervenmasse zeigt ihre grösste Ausdehnung nicht mehr in der Richtung der Längsaxe des Blastozoids, sondern sie erscheint jetzt als ein rundliches Ganglion, dessen Hauptmasse in das Innere des Körpers vorspringt; hinten ist sie stark abgerundet, nach vorn lang ausgezogen, ventralwärts sitzt ihr die von der Dorsalwand des Pharynx wie von einem Säckchen umhüllte Hypophyse an (Fig. 622). Vom hinteren wie vom vorderen Ende des Ganglions gehen schon bald periphere Nerven ab, von denen die ersten zur Versorgung der Basis des Blastozoids und seiner Muskelreifen dienen (Fig. 622). Die Hauptmasse des, wie schon erwähnt, gegenüber dem ganzen Körperumfang sehr zurück getretenen Ganglions liegt am Rücken des Blastozoids zwischen dem 3. u. 4. Muskelreifen.

Die Anlage des Herzens lernten wir nach der von Neumann gegebenen Darstellung als eine zwischen dem Hinterende des Endostyls und dem Darmdivertikel gelegene Ausstülpung der Ventralwand des Pharynx bereits kennen (Fig. 621 *C*). Schon zur Zeit, wenn das Bläschen im Begriff steht, sich von der Pharyngealwand abzuschnüren,

tritt eine Differenzirung seiner dorsalen, ihr anliegenden Zellen zu einem mit Höhlung versehenen knopfförmigen Gebilde auf (Fig. 623 *A—C*), das sich später als Epicardium von dem unteren Bläschen, dem Pericardium, ablöst (Fig. 623 *D* u. *E*). Das Herz selbst entsteht dann unter Mitwirkung beider Bläschen, indem sich die Dorsalwand des Pericardialbläschens einsenkt und dadurch zwischen Epicardium und Pericardium ein Hohlraum entsteht (Fig. 623 *E* u. *F*), der einem Theil der primären Leibeshöhle entspricht und die Höhlung des Herzens darstellt. Die Wand wird ventral vom Pericardium, dorsal von einer ebenfalls dünnen Zellmembran gebildet, zu der sich die Ventralwand des Epicardialbläschens umwandelte (Fig. 623 *F* u. *G*).

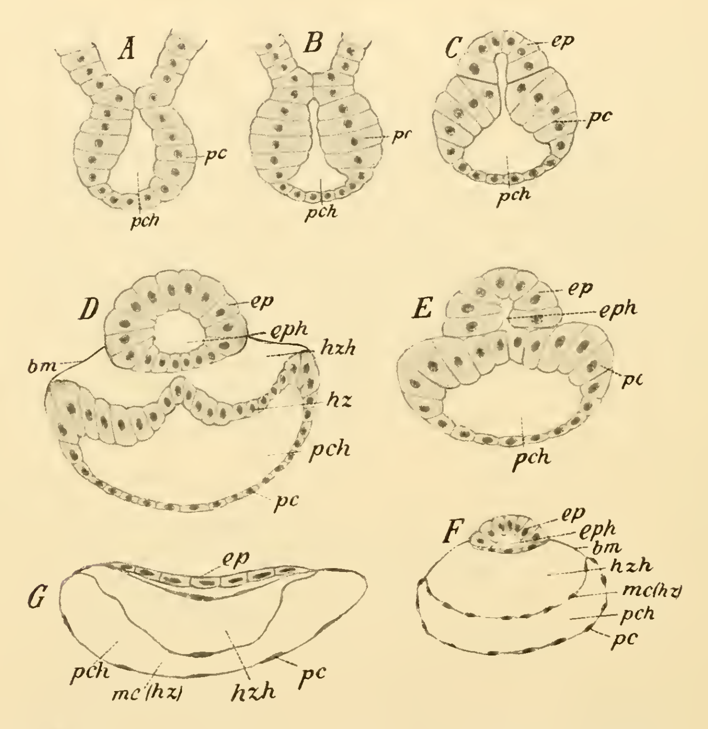


Fig. 623 *A—G*. Entwicklung des Herzens in einer Reihe auf einander folgender Stadien. (Nach NEUMANN, 1906.)

bm zum Verschluss der Herzhöhle dienende Bindegewebsmembran, *ep* Epicard, *eph* Epicardhöhle, *hz* Herz, *hzh* Herzhöhle, *mc* Myocard, *pc* Pericard, *pch* Pericardhöhle.

Die Entwicklung des Herzens vom Pharyngealsack aus soll in entsprechender Weise auch bei Anchinia und Dolchinia verlaufen (KOROTNEFF, BARROIS) und sich nach NEUMANN auf dieselbe Weise im Oozoid vollziehen, während ULJANIN allerdings sowohl bei der Larve wie in der Knospe das Herz vom Mesoderm herleitet. Da der „mesodermale“ Ursprung aber auch von GROBBEN anders aufgefasst wird und die an verschiedenen Objecten angestellten Beobachtungen der Herzbildung in der Knospe im Ganzen übereinstimmen, so wird man die Abspaltung vom Pharynx als den wahrscheinlicheren Modus anzusehen haben.

Die Geschlechtsorgane lernten wir in der Anlage ebenfalls schon kennen und hörten, dass diese durch Verschmelzung der beiden Pharyngealstränge der jungen Knospe zu Stande gekommen sein soll (Fig. 621, 622). Die im hinteren Theil des Knospenkörpers liegende Geschlechtsanlage zeichnet sich durch besonders grosse Zellen aus, von denen die peripher gelegenen sich später abplatten und dadurch eine epitheliale Umhüllung des ganzen Complexes bilden sollen (Fig. 625). Seine definitive Lage erhält dieser zwischen dem 6. und 7. Muskelreifen an der ventralen linken Körperseite, wo dann eine Einschnürung an ihm auftritt. durch welche die dorsale Anlage des Hodenschlauchs von der ventralen des Ovariums abgegliedert wird. Dieses Verhalten gleicht also demjenigen der Ascidien, bei

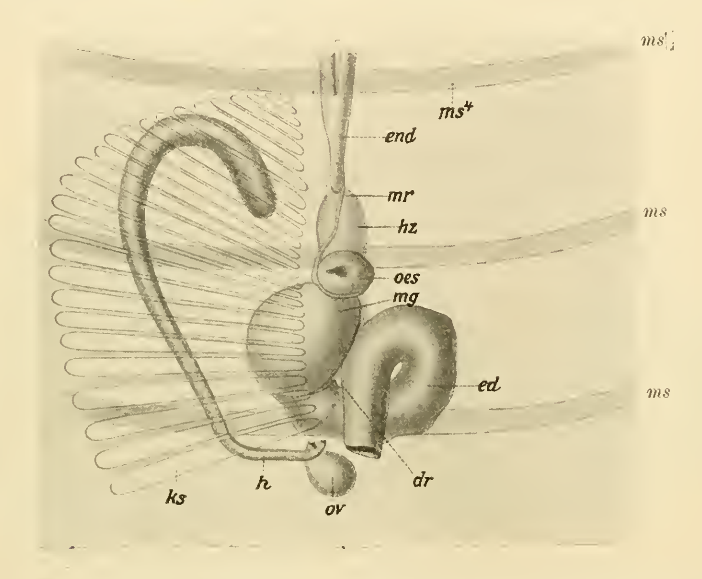


Fig. 624. Darmtractus, Kieme und Geschlechtsorgane eines Gonozoids von Doliolum Chuni. Auf der rechten Seite der Figur ist die Kieme weggelassen. (Nach G. Neumann, 1906.)

dr darmumspinnende Drüse, *ed* Enddarm, *end* Endostyl, *h* Hodenschlauch, *hz* Herz, *ks* Kiemenspalten, *mg* Magen, *mr* Mundrinne, *ms* und *ms*[4] Muskelreifen, *oe* Ooesophagus, *ov* Ovarium.

welchen ebenfalls Hoden und Ovarium durch Spaltung einer gemeinsamen Anlage entstehen, wie dies, freilich in etwas anderer Weise, auch bei den Salpen der Fall ist (vgl. p. 751 u. 791). Beide Anlagen trennen sich dann vollständig von einander, und zwar tritt dies ein, wenn der Hodenschlauch bis zum 5. Muskelreifen nach vorn ausgewachsen ist. Dies geschah dadurch, dass sich sein freies Ende lang auszog, nachdem eine Umknickung im rechten Winkel nach vorn erfolgt war (Fig. 624). Das Hinterende legt sich der Cloakenwand an und verschmilzt mit ihr, wodurch die Einmündung des männlichen Ausführungsganges in die Cloake gegeben ist.

Ebenso hat sich der kurze Oviduct gebildet, indem das die Ovarialanlage umgebende einschichtige Epithel eine Art Stiel lieferte, der mit der Wand der Cloake verlöthet (Fig. 624 u. 625). In beiden

Geschlechtsschläuchen beginnen dann jene Differenzirungen, die zur Ausbildung der Spermatozoen und Eier, bezw. der für ihre Ausgestaltung nöthigen Zellenelemente führen.

Von diesen letzteren Vorgängen hat schon seit den älteren Untersuchungen von KOWALEVSKY, KUPFFER, ULJANIN, ROULE, SABATIER, FOL, CHABRY, LEE, VAN BENEDEN und JULIN, SEELIGER, CAULLERY, DAVIDOFF, MORGAN u. A. besonders die Eibildung der Tunicaten wegen der eigenartigen Verhältnisse ihrer Follikel- und Testazellen weiter gehendes Interesse erregt; diese Vorgänge sind auch von ULJANIN und NEUMANN auch bei Doliolum verfolgt worden.

Das Ovarium von Doliolum stellt sowohl im jugendlichen wie auch im späteren Zustand eine solide Zellenmasse dar, in deren Peripherie sich die Oocyten und Eizellen herausdifferenziren, während die

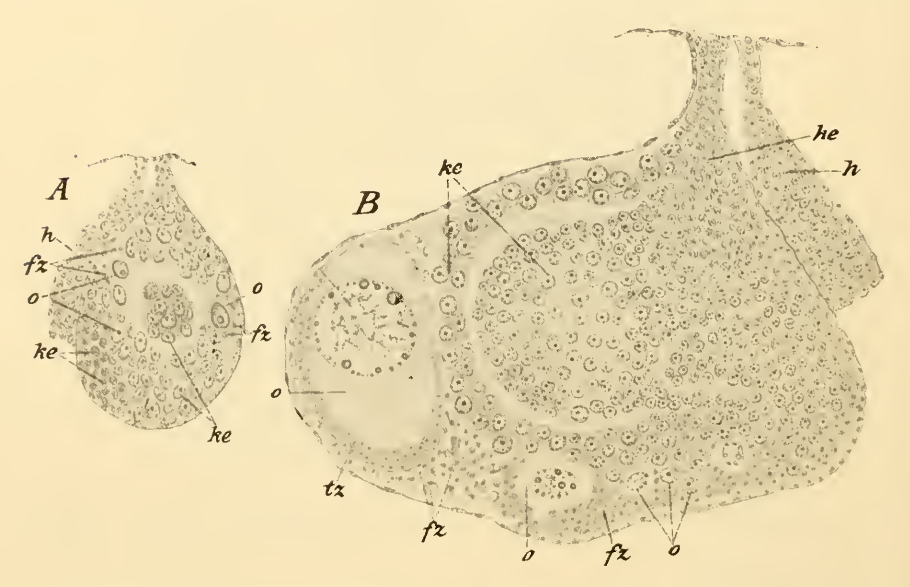


Fig. 625. Längsschnitte durch das Ovarium, *A* eines jungen, *B* eines ausgebildeten Gonozoids von D. denticulatum. (Nach G. NEUMANN, 1906.)

fz Follikelzellen, *h* Hoden, *ke* Keimepithel, *o* Oocyten, *tz* Testazellen.

Masse der Keimzellen das Innere der Keimdrüse erfüllt und auch an der gegen den Hoden gerichteten Seite überwiegt (Fig. 625 *B*). Mit dem fortschreitenden Wachsthum werden die Eizellen von einer regelmässigen Schicht kleiner Zellen umlagert, dem Follikelepithel, von dessen inneren Lagen einzelne Zellen in das Ooplasma gedrängt werden, die Testazellen (Fig. 625 *B*). Näher auf die Verhältnisse einzugehen, ist hier nicht der Ort, doch soll darauf hingewiesen werden, dass auch der neueste Beobachter der Testazellen deren Entstehung auf das Follikelepithel zurückführt, wie dies nach den Untersuchungen von SALENSKY, FLODERUS und BANCROFT, abgesehen von verschiedenen der oben genannten Autoren, anzunehmen war (vgl. weiter oben p. 752 u. 791, ferner den Allg. Theil dieses Lehrbuchs, I. Abth., p. 321 ff., sowie Spec. Theil, I. Aufl., p. 1267 ff.).

Die Phorozoide (Medianzoide).

Wie aus den früheren Untersuchungen von GROBBEN und ULJANIN, sowie aus denjenigen von NEUMANN hervorgeht, stimmt die Entwicklung der Mediansprosse mit derjenigen der Gonozoide, abgesehen von dem Fehlen der Genitalorgane, völlig überein. Die Phorozoide unterscheiden sich also nur durch den Mangel der Geschlechtsorgane und das Vorhandensein des mit Urknospen und Gonozoiden besetzten Ventralfortsatzes von den Gonozoiden, weshalb auf sie hier nicht weiter eingegangen zu werden braucht.

Die Gasterozoide (Lateralzoide).

Den Lateralsprossen fehlen nicht nur die Geschlechtsorgane, sondern ihre Organisation hat ausserdem entsprechend ihrer andersartigen Function eine wesentliche Veränderung erfahren, was sich auch in ihrer Entwicklung ausprägen muss. Freilich ist dies erst späterhin der Fall, denn in den frühen Stadien stimmen auch die Lateralzoide mit den Median- und Gonozoiden überein, wie ein Vergleich der Figg. 621 und 626 erkennen lässt. Die Entwicklungsvorgänge, welche die abweichende Ausgestaltung der Lateralzoide zur Folge haben und mit der Umbildung der einzelnen Organanlagen aufs engste zusammenhängen, sollen hier nicht ins Einzelne verfolgt werden. Zur Characterisirung dieser Vorgänge sei nur bemerkt, dass bei den Lateralknospen die Dorsalseite stärker als die ventrale in die Länge wächst, im Gegensatz zu den bei Geschlechts- und Mediansprossen obwaltenden Verhältnissen (NEUMANN). Die Dorsalseite erscheint wie nach vorn verschoben, was sich bei fortschreitender Ausbildung der Lateralzoide durch die Vorbuchtung des Nervensystems am Mundpol zu erkennen gibt (Fig. 626 *A*—*D*). Dadurch kommt es, dass die Ingestionsöffnung, welche bei den Median- und Gonozoiden dem vordersten Punkt der Knospen entspricht, ventralwärts etwas hinter der Nervenmasse auftritt (Fig. 626). Zur Orientirung über diese Verhältnisse eignet sich auch das Herzbläschen, welches nach NEUMANN's Darstellung in den jungen Lateralzoiden gegenüber der Cloakeneinstülpung liegt, während es bei den Median- und Gonozoiden mehr vor ihr zu finden ist (Fig. 622 *A* u. Fig. 626).

Wenn die Organanlagen in den Lateralknospen zunächst ungefähr die Gestalt zeigten, wie wir sie bei den Gonozoiden kennen lernten, so ändert sich dies doch bald in recht auffälliger Weise. So wird die Pharyngealhöhle theils durch die mächtige Entwicklung der Hypophyse, theils durch das Vordringen der Kloakendivertikel stark eingeengt, so dass sie eigentlich nur noch als Spalt zwischen ihren von den betreffenden Organanlagen vorgeschriebenen Wandungen erscheint (Fig. 626 *B*—*D*). Das Vordringen geschieht hauptsächlich gegen die dorsale Pharyngealwand und äussert sich hier in der Bildung dreier umfangreicher Falten, von denen die vorderste, durch die Hypophyse hervorgerufene Einbuchtung fast die Ingestionsöffnung verschliesst (Fig. 626 *B*—*D*). Die mittlere und tiefste Falte wird durch das Vordringen der dorsalen Ausstülpungen der Cloake hervorgerufen, während die hinterste Falte in Folge des Vorwachsens der ventralen Cloakenausstülpungen entstanden ist (Fig. 626 *B* u. *C*).

Das Verhalten der Cloake ist überhaupt für das Verständniss der weiterhin an den Lateralsprossen sich vollziehenden Veränderungen

sehr wesentlich. Von ihren dorsalen und ventralen Divertikeln war soeben die Rede. Wenn sich diese erst zu Taschen mit spaltförmiger Höhlung ausbildeten, so machen sie nunmehr eine geradezu entgegengesetzte Entwicklung durch, d. h. es findet nach der von NEUMANN

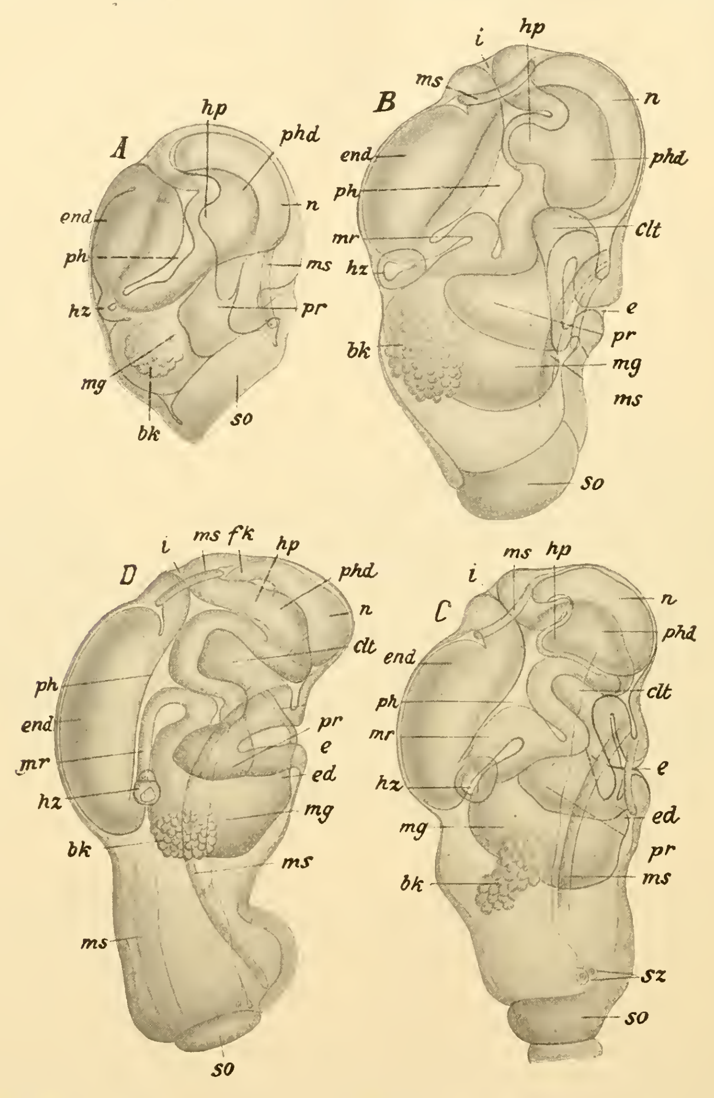


Fig. 626. Auf einander folgende Entwicklungsstadien der Lateralzoide von D. denticulatum (*A—C*) und D. Gegenbauri (*D*). (Nach G. NEUMANN, 1906.) Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 627.

gegebenen Darstellung eine „Entfaltung“ (Ausfaltung) der durch Einstülpung entstandenen Taschen statt. Ohne auf die Einzelheiten dieser Vorgänge eingehen zu können, bezüglich deren wir auf NEUMANN's eigene Beschreibung verweisen, sei nur erwähnt, dass von der Egestionsöffnung her eine (anscheinend mit Zerreissen der durch Verlöthung

zu stark vereinigten äusseren Peribranchial- und Körperwand verbundene) Erweiterung und Ausgleichung der ventralen (peribranchialen) Cloakaltaschen vor sich geht (Fig. 626 *D* u. Fig. 627 *A*), in Folge deren man es schliesslich nicht mehr mit tief eingestülpten Taschen, sondern nur mehr mit muldenförmigen Vertiefungen der Körperoberfläche zu thun hat. Dadurch kommt es, dass der vorher sich in

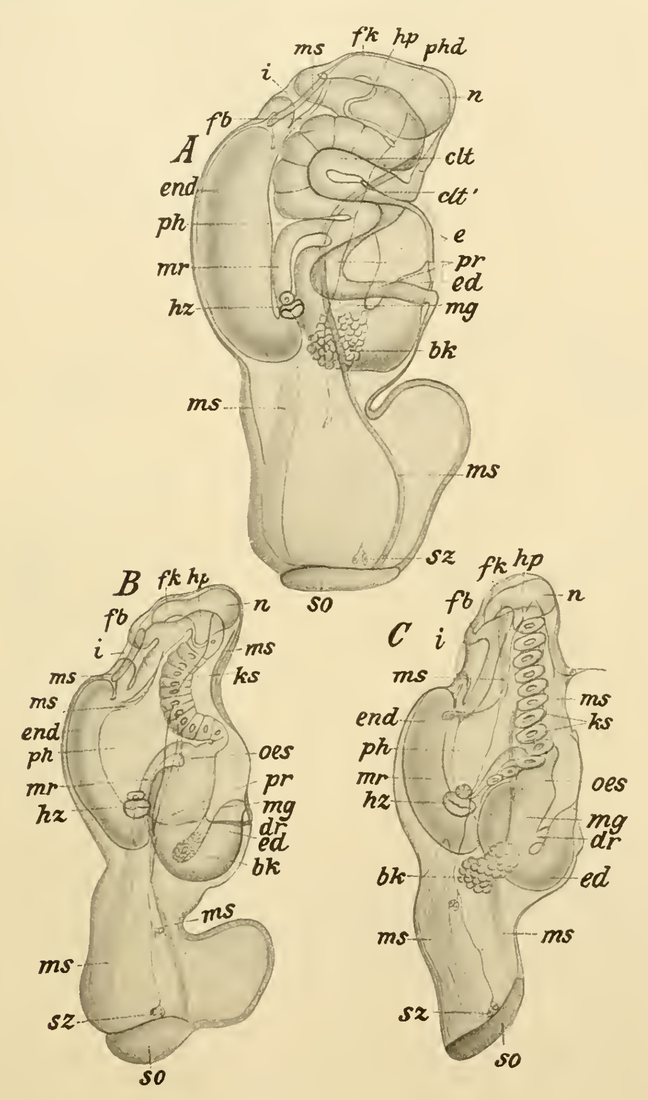


Fig. 627 *A—C*. Spätere Entwicklungsstadien der Lateralzoide von D. Gegenbauri (*A* u. *B*) und D. denticulatum (*C*). (Nach G. NEUMANN, 1906.)
bk Blutkörperchenansammlung, *clt* und *clt'* Cloakalausstülpungen, *dr* darmumspinnende Drüse, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *end* Endostyl, *fb* Flimmerband, *fk* Flimmerkanal, *hp* Hypophyse, *hz* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, bezw. Kiemenlamelle, *mg* Magen, *mr* Mundrinne, *ms* Muskeln, *n* Nervensystem, *oes* Oesophagus, *ph* Pharynx, *phd* Pharyngealhöhlendivertikel, *pr* Peribranchialtasche, *so* Sohle, mit der die Knospen festsitzen, *sz* Sinneszellen.

die Cloakenhöhle öffnende Enddarm nunmehr direct nach aussen mündet (Fig. 626 *A*—*C*). Die sehr starke Ausbildung des Verdauungstractus in den Lateralsprossen (Fig. 627 *B*—*D*) dürfte durch den von innen her ausgeübten Druck auf den Vollzug jenes Entfaltungsprocesses mit eingewirkt haben.

Wie die ventralen, so werden auch die dorsalen Cloakentaschen von der Egestionsöffnung her nach aussen entfaltet. Der vorher von Seiten der Cloakalausstülpungen auf die Pharyngealwand ausgeübte Druck fällt somit weg, die Dorsalwand der Pharyngealhöhle drängt gegen die Reste der Cloakaltaschen und bringt sie zu völliger Entfaltung. Uebrigens bleibt dabei die Pharyngealwand mit der (früheren) Innenwand der (dorsalen) Cloakenhöhle im Zusammenhang und das Epithel der beiden an einander liegenden Wände erscheint hier verdickt, wodurch an jeder Seite der Knospe vom Oesophagus bis zum Ganglion hin eine verdickte Zellenleiste gebildet wird (Fig. 628).

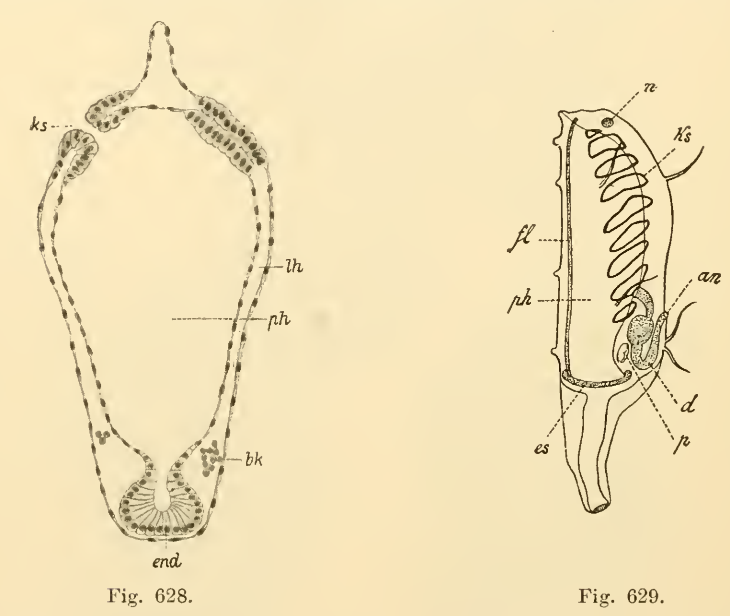


Fig. 628. Fig. 629.

Fig. 628. Querschnitt durch ein älteres Lateralzoid von D. Gegenbauri, um die Bildung der Kiemenspalten zu zeigen. (Nach G. Neumann, 1906.)

bk Blutkörperchen, *end* Endostyl, *ks* Kiemenspalten, *lh* Leibeshöhle, *ph* Pharynx.

Fig. 629. Lateralzoid von D. Mülleri. (Nach Grobben, 1882.)

an Afteröffnung, *d* Darmkanal, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *p* Pericardium und Herz, *ph* Pharynx.

Durch Verlöthen der beiden verdickten Zellenstreifen und Auseinanderweichen der Zellen kommen hier die Kiemenspalten zur Ausbildung (Fig. 627 *B* u. *C*, Fig. 628), von denen nach den vorangegangenen Entwicklungsvorgängen zwar selbstverständlich, aber doch noch besonders zu bemerken ist, dass sie aus der Pharyngealhöhle direct nach aussen und nicht wie sonst in die (hier nicht vorhandene) Peribranchialhöhle führen.

Durch starke Erweiterung der Ingestionsöffnung, welche dadurch ungefähr die Ausdehnung der Kieme erlangt, kommt die für die

Lateralzoide so characteristische „löffelförmige Aushöhlung“ zu Stande, wobei der bisher in der Längsrichtung der Knospe gelegene Endostyl allmählich in eine zu deren Längsaxe ziemlich senkrechte Lage gebracht wird (Fig. 626 *A—C*, Fig. 627).

Zwar besitzen die Lateralknospen wie die übrigen eine Genitalanlage, doch scheint diese nach den Beobachtungen von NEUMANN (im Gegensatz zu denjenigen von ULJANIN) keinerlei Entwicklung in der ihr ursprünglich bestimmten Richtung durchzumachen. Auch nach ULJANIN würde die im Stadium der Fig. 626 *D* oder Fig. 627 *A* noch vorhandene Genitalanlage sodann ihre Rückbildung erleiden. Es wird vermuthet, dass ihr Material zum Aufbau der beiden umfangreichen Anhäufungen von Blutkörperchen Verwendung findet, die jederseits neben dem Magen liegen und bei den Lateralzoiden besonders umfangreich sind. Uebrigens sollen zur Bildung von Blutkörperchen auch Reste anderer Organanlagen, z. B. der Muskelplatten, beitragen (ULJANIN, NEUMANN).

Die vorher (p. 819) characterisirte und durch die Abbildung Fig. 629 erläuterte eigenartige Form der Lateralzoide ist somit im Wesentlichen erreicht, und diese Individuen können nunmehr zur Verrichtung der ihnen zugewiesenen Functionen in der Colonie übergehen.
Auf die Beziehungen der einzelnen Individuen der Colonie zu einander soll weiter unten (p. 847 ff.) noch eingegangen werden.

F. Die Knospung bei Anchinia und Dolchinia.

Wie schon erwähnt, ist die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Anchinia und Dolchinia weniger gut bekannt, und zwar deshalb, weil es sich immer nur um Bruchstücke der Ketten handelte, die zur Beobachtung gelangten, während die sie hervorbringende, aus dem Ei entstandene Ammenform unseres Wissens bis jetzt noch nicht aufgefunden wurde. Insofern ist die Kenntniss dieser Verhältnisse, abgesehen von einer späteren, die Verschiedenartigkeit der Blastozoide betreffenden Mittheilung KOROTNEFFS (1904), seit der im Speciellen Theil dieses Lehrbuchs auf Grund der Untersuchungen von J. BARROIS und KOROTNEFF gegebenen Darstellung, kaum erheblich gefördert worden, so dass wir uns auch hier an diese halten können.

Von vornherein ist festzustellen, dass die Art der Knospenbildung, ihre Wanderung und Entwicklung zu verschiedenartigen Blastozoiden den betreffenden Vorgängen bei Doliolum, ohne Weiteres vergleichbar ist, dass aber trotzdem diese Vorgänge ziemlich weitgehende Differenzen aufweisen, wie sich aus dem Verhalten des Stolo prolifer, dem Bau der jungen Knospen und ihrer Weiterentwicklung ergeben wird.

Gemeinsam ist den Colonien von Anchinia und Dolchinia der Besitz eines Rohres, welchem die Einzelindividuen aufsitzen. Es wird von einem einschichtigen Epithel gebildet und ist von einer gallertigen, zellenführenden Masse erfüllt, aussen aber vom Cellulosemantel bekleidet (Fig. 630 u. 631). Dieses „Colonialrohr“ ist jedenfalls dem Rückenfortsatz des Doliolum vergleichbar, wenn auch seine eigentliche Beziehung zum Körper der Amme noch der Feststellung bedarf. Bei Dolchinia besitzt es übrigens eine senkrecht stehende Scheidewand (Fig. 636, p. 845), welche den Innenraum wie beim

Rückenfortsatz von Doliolum in eine rechte und linke Abtheilung zu trennen scheint (Korotneff).

Die Fixirung der Blastozoide am Colonialschlauch ist eine secundäre und der Transport dorthin geschieht wie bei Doliolum durch Phorocyten (Barrois, Korotneff). Die Anordnung der Blastozoide ist keine recht regelmässige: allerdings lässt sich das Auftreten der jüngsten Knospen in der (dorsalen?) Mittellinie des Rohrs feststellen,

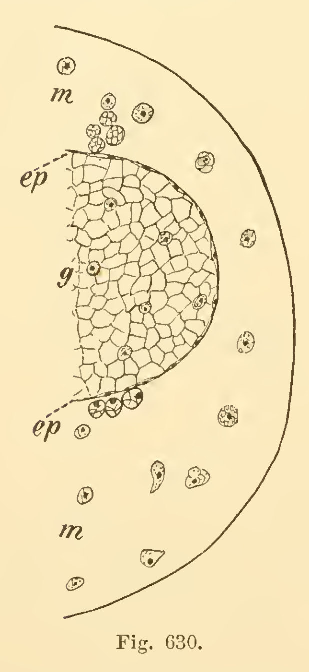


Fig. 630.

Fig. 631.

Fig. 630. Querschnitt durch das Colonialrohr von Anchinia rubra. (Nach Barrois, 1885.) *ep* Epithel des Rohrs, *g* dessen gallertiger Inhalt mit Zellen, *m* Cellulosemantel mit eingestreuten Zellen.

Fig. 631. Querschnitte durch das Colonialrohr (*c*) von Dolchinia mirabilis. (Nach Korotneff, 1891.)
g Knospen der Gonozoide, *z* Blastozoide.

von wo sie nach der entgegengesetzten Seite an Umfang und Ausbildung zunehmen (Fig. 631 u. 636), aber zwischen älteren finden sich ausserdem noch jüngere Individuen vor. Die Regelmässigkeit in der Vertheilung der Individuen, wie wir sie bei Doliolum kennen lernten, ist also keinesfalls vorhanden, wozu allerdings bemerkt werden muß, daß sie auch bei Doliolum, zumal bei manchen Arten dieser Gattung, nicht immer so genau eingehalten wird.

Anchinia.

Im Hinblick auf den Ventralstolo der Doliolum-Amme dürfte hier besonders **die Herkunft der Knospen** interessiren, doch ist dies gerade diejenige Frage, die sich wegen der Unbekanntschaft mit der Larvenform am wenigsten sicher beantworten lässt. Einen Stolo prolifer glaubt Barrois trotzdem gefunden zu haben, indem er einen an der Dorsalseite des Colonialrohrs verlaufenden, etwas geschlängelten Strang dafür erklärt (Fig. 632 *A*). Im Vergleich mit den bei Doliolum obwaltenden Verhältnissen wäre dann anzunehmen, dass der Ventralstolo sich bis in das Colonialrohr erstrecken müsste oder dass dieses im Zusammenhang mit ihm seine Entstehung nimmt. Die Structur dieses Stolo ist eine andere und weit einfachere als bei Doliolum,

indem er nicht, wie dort, aus einer Anzahl von Zellsträngen, sondern nur aus einer äusseren Zellenlage und einer von ihr umkleideten Zellenmasse, dem Ectoderm und Entoderm besteht (Fig. 632 *B*). Ebenso einfach gebaut sind die Knospen, welche sich als seitliche Erhebungen an diesem Zellenstrang bilden und sich so von ihm abschnüren; auch sie bestehen nur aus dem äusseren Epithel und der inneren Zellenmasse (Barrois).

Die Knospen entwickeln sich zu den **verschiedenen Individuen der Anchiniacolonie**, von denen man dreierlei unterscheidet, die anscheinend am Colonialrohr derart zur Vertheilung gelangen, dass die geschlechtslosen Blastozoide am proximalen Theil aufgestellt sind, während die Sexualblastozoide nach dem distalen Ende hin auf sie folgen. Im Ganzen sind diese drei Formen nicht so sehr verschieden und inwiefern sie etwa mit einander verbunden sein, d. h. zum Theil nur verschiedene Entwicklungszustände darstellen könnten, müssen weitere Untersuchungen lehren.

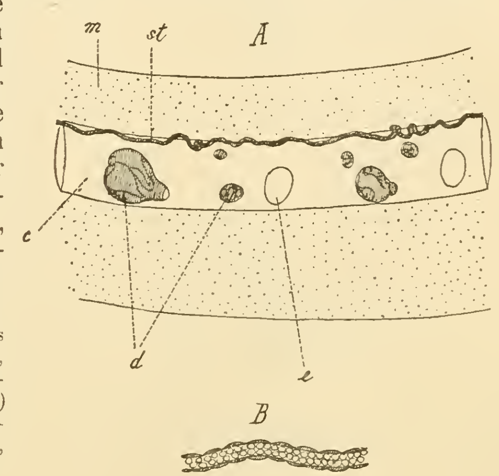


Fig. 632. *A* ein Stück des Colonialrohrs von Anchinia rubra, *B* Stück des Stolo prolifer, stärker vergrössert. (Nach J. Barrois, 1885.) *c* Colonialrohr, *d* jüngere Knospen, *e* Ansatzstellen der Blastozoide, *m* Cellulosemantel, *st* Stolo prolifer.

Mit dem vom „Stolo prolifer“ sich ablösenden Knospen ohne weiteres in Beziehung zu bringen sind die kleinen, dem proximalen Theil des Colonialrohrs angehörigen Individuen, welche geschlechtslos bleiben (**1. sterile Form** von Barrois). Von den Geschlechtsthieren sind sie, abgesehen von ihrer geringeren Grösse, durch das Fehlen der für jene characteristischen Pigmentflecke, sowie der papillären bezw. geisselartigen Fortsätze über den Körperöffnungen unterschieden (Fig. 633 *A* u. *B*). Eine Pigmentanhäufung zeigen sie übrigens auch, doch liegt diese an der Basis des zum Fixiren am Colonialrohr dienenden Stiels (Fig. 633 *A*). Diejenigen Partien des Rohrs, welche diese Individuen tragen, weisen den als Stolo prolifer gedeuteten Strang auf (Fig. 633 *A*), von dem ihre Knospen herrühren.

Der „Stolo prolifer“ fehlt in den Theilen des Colonialrohrs, welche **die 2. sterile Form** von Barrois tragen; er scheint sich völlig in Knospen aufgelöst zu haben, die sich hier in grösserer Zahl vorfinden und aus denen die Blastozoide der 2. Form hervorgehen. Diese sind den Geschlechtsthieren sehr ähnlich und besitzen auch die Anlage für die Geschlechtsorgane, doch gelangen letztere nicht zur Ausbildung. Man hat die 2. sterile Form mit den Pflegethieren (Phorozoiden oder Mediansprossen) von Doliolum verglichen, während man die Blastozoide der 1. sterilen Form von Anchinia den Lateralsprossen (Gasterozoiden) von Doliolum gleichstellte. Ob der erstere Vergleich berechtigt ist, muss insofern fraglich erscheinen, als die Geschlechts-

knospen wohl kaum Beziehungen zu den betreffenden sterilen Individuen haben, sondern anscheinend unabhängig davon am Colonialrohr sich vorfinden. Uebrigens können sich die sterilen ebenso wie die Geschlechtsindividuen vom Colonialrohr, ablösen, welches Verhalten auf die Möglichkeit einer erst nachträglich erfolgenden Weiterentwicklung hindeuten könnte.

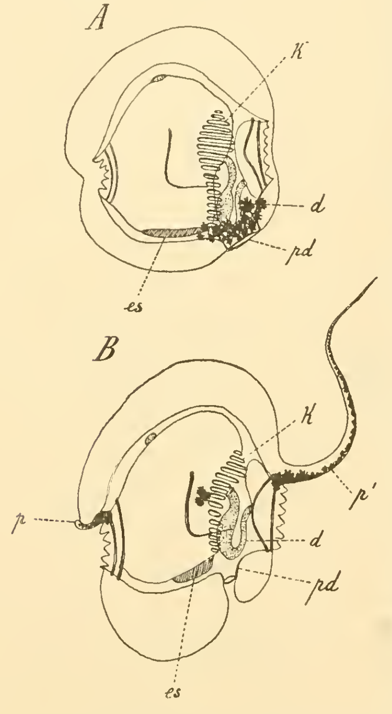


Fig. 633. *A* Blastozoid der 1. sterilen Form von Anchinia rubra, *B* Gonozoid. (Nach Barrois, 1885.)
d Darmkanal, *es* Endostyl, *k* Kieme, *p* Papille oberhalb der Ingestionsöffnung. *p'* Papille (Geissel) oberhalb der Egestionsöffnung, *pd* Pedunculus (der das Blastozoid mit dem Colonialrohr verbindende Stiel).

Die **Gonozoide** sind durch breitere Form, sowie durch die schon erwähnten papillen- bezw. geisselförmigen Fortsätze über den Körperöffnungen ausgezeichnet, an deren Basis, wie auch in der Körpermitte characteristische Pigmentflecke vorhanden sind (Fig. 633 *B*). Der geisselförmige Anhang über der Egestionsöffnung schwindet sehr bald nach dem Freiwerden des Gonozoids, seine Lage am Körper zeigt, dass die durch ihn hervorgerufene Aehnlichkeit mit der Doliolum-Larve nur eine rein äusserliche ist.

Zu erwähnen ist an den Geschlechtsthieren noch die rasche Rückbildung des vorher zu ihrer Befestigung am Colonialrohr dienenden Stiels, sowie die geringe Ausdehnung des Endostyls in dem weiten Pharyngealraum (Fig. 633 *B*). Die Geschlechtsorgane zeigen im Ganzen eine ähnliche Lage und Ausbildung wie in den Gonozoiden von Doliolum.

Die Gonozoide entstehen aus Knospen, welche zwischen den Blastozoiden verstreut liegen, denn an derjenigen Partie des Colonialrohrs, in der sich die Geschlechtsthiere finden, ist von dem als Stolo prolifer gedeuteten Zellenstrang ebenfalls nichts mehr vorhanden.

Die **Entwicklung der Knospen zu den Blastozoiden** muss sich bei Anchinia schon von vornherein etwas anders vollziehen als bei Doliolum, da der Ausgangspunkt ein anderer ist, indem ihr nur die aus einer äusseren und inneren Zellenschicht bestehenden Knospen zu Grunde liegen. Die innere Zellenmasse soll es nun sein, aus welcher die Organanlagen hervorgehen, und es wäre im Vergleich mit den bei Doliolum obwaltenden Verhältnissen von grossem Interesse zu erfahren, auf welche Weise dies geschieht. Jedenfalls treten umschlossen von dem äusseren Epithel in Form distincter Zellgruppen die Anlagen des Nervensystems, des Pharynx und Darmkanals, das Pericardialsäckchen und die Genitalanlage auf. Wir folgen hierbei hauptsächlich den zwar recht eingehenden, aber doch schon älteren Angaben von J. Barrois

(1885), sowie denen von KOROTNEFF (1884) und möchten uns im Hinblick auf die bereits gegebene Darstellung der Knospenentwicklung von Doliolum mit einem Ueberblick über die hauptsächlichsten Entwicklungsvorgänge begnügen.

Sehr umfangreich ist auch bei Anchinia die Anlage des Nervensystems, die in etwas späterem Stadium ein fast die ganze Körperlänge einnehmendes, dorsal gelegenes Rohr darstellt (Fig. 634 *A*), aus dessen vorderem Theil das Ganglion mit der Flimmergrube entsteht, während die hintere Partie einen unpaaren Nervenstrang liefert. Es scheint, dass diese besonders für die Blastozoide der ersten sterilen Form geltenden Entwicklungsvorgänge im Ganzen mit denen bei Doliolum übereinstimmen, und das gilt auch für die Entstehung der Cloake, bezw. der Peribranchialräume, die wie bei Doliolum und Dolchinia (KOROTNEFF, NEUMANN) aus paarigen Ectodermeinstülpungen hervorgehen und wohl auch hinsichtlich ihrer weiteren Umbildungen entsprechende Verhältnisse aufweisen. Jedenfalls sind auch hier die beiden seitlichen Pharynxdivertikel

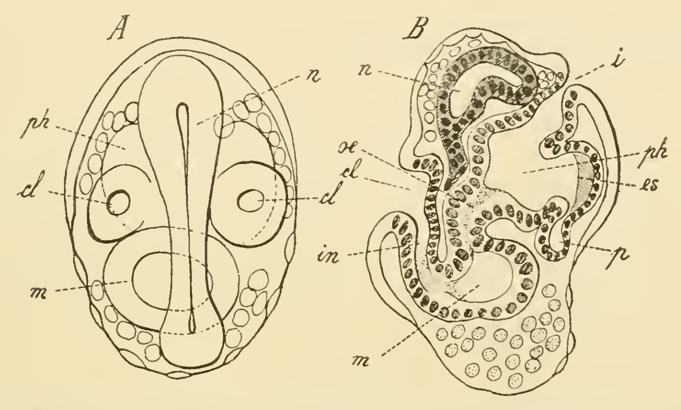


Fig. 634. Knospen der ersten sterilen Form der Blastozoide von Anchinia rubra. *A* Dorsalansicht, *B* Medianschnitt eines etwas älteren Stadiums. (Nach BARROIS 1885.)

cl Cloakenanlage bezw. Peribranchialtaschen, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialanlage, *ph* Pharynx.

vorhanden; indem zwischen ihrer und der Wandung der Peribranchialtaschen eine Verbindung eintritt, kommt es zur Bildung der Kiemenlamelle und später zum Durchbruch der Kiemenspalten. Die beiden Peribranchialtaschen sind gegen ihre Ausmündungsstellen hin zusammengeflossen, eine erneute Ectodermeinsenkung betheiligt sich an der Bildung der eigentlichen Cloakenhöhle und Egestionsöffnung, welche Vorgänge wir im Ganzen übereinstimmend auch bei Doliolum fanden und mit den bei anderen Tunicaten obwaltenden Verhältnissen verglichen (p. 828 ff.).

Vom Pharynx hat sich schon früher die Anlage des Darmtractus abgesondert und der Enddarm ist später mit der Cloake in Verbindung getreten, wie auch an der Ventralseite des Pharyngealraumes auf die bekannte Weise der Endostyl zur Sonderung gelangt ist (Fig. 634 *B*). An dessen hinterem Ende entsteht in Form einer Verdickung bezw. bläschenförmigen Ausstülpung der ventralen Wand des Pharyngealraumes (nach den Beobachtungen von BARROIS und KOROTNEFF) das Pericardial-

säckchen (Fig. 634 *B*), was wegen des von KOROTNEFF und NEUMANN festgestellten übereinstimmenden Verhaltens von Dolchinia und Doliolum erwähnenswert ist (vgl. hierzu p. 831 u. 832).

Von der Entwicklung der Geschlechtsthiere sei hier nur erwähnt, dass in den noch sehr jungen Knospen die Genitalanlage gegenüber den Anlagen der übrigen Organe sehr stark überwiegt, wie wir dies auch

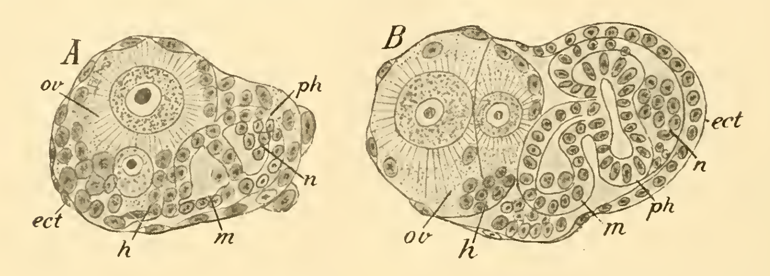


Fig. 635. Zwei jüngere Entwicklungsstadien der Geschlechtsthiere (Gonozoide) von Anchinia rubra. (Nach BARROIS, 1885.)
ect Ectoderm, *h* Hoden, *m* Magen, *n* Nervensystem, *ov* Ovarium, *ph* Pharynx.

schon von anderen Tunicaten kennen lernten (vgl. Fig. 562, p. 766 u. Fig. 587, p. 790.). Zurückzuführen ist dieses Verhalten besonders auf die frühzeitige Ausbildung einiger Eizellen (Fig. 635 *A*). Die ursprünglich einheitliche Genitalanlage wird dadurch zweitheilig, dass sich ventralwärts eine Zellengruppe als Hodenanlage von ihr absondert (Fig. 635 *B*). Auch jetzt ist sie noch recht umfangreich, während sie in späteren Stadien mit der Ausbildung der übrigen Organe allmählich etwas mehr hinter diesen zurücktritt.

Dolchinia.

Das Kolonialrohr von Dolchinia mit seinen verschiedenartigen Individuen ist durch die Beschreibungen von KOROTNEFF (1891 u. 1904) bekannt geworden. Die Verhältnisse liegen danach etwas anders als bei Anchinia und bei Doliolum, obwohl sie im Ganzen mehr nach der letzteren Form hinneigen. Die Anordnung der Blastozoide an den bis zu 40 cm langen Bruchstücken des Colonialrohrs ist keine regelmässige, doch immerhin so, dass von der Längsrinne aus, in welcher die jungen Knospen liegen, nach der entgegengesetzten Seite des Rohrs die Blastozoide an Grösse zunehmen (Fig. 636). Dies gilt jedenfalls für die Doliolum-ähnlichen Individuen, wie KOROTNEFF sie nennt, welche die Hauptmasse der in der Colonie vorhandenen, übrigens recht dicht gedrängten und daher sehr zahlreichen Individuen bilden. Sie gehen aus den schon erwähnten, in Menge an der Rinne liegenden **Knospen** hervor, die auch bei Dolchinia durch Phorocyten an ihren definitiven Platz gebracht werden und sich daher an verschiedenen Stellen des Colonialrohrs vorfinden. Von einem Stolo prolifer, wie er dem Colonialrohr von Anchinia angehören soll, scheint bei Dolchinia nichts vorhanden zu sein, und man ist daher geneigt, bezüglich der Entstehung der Knospen mehr an die Verhältnisse zu denken, wie wir sie von Doliolum kennen lernten.

Die erwähnten **„Doliolum-ähnlichen“ Blastozoide** bleiben geschlechtslos, tragen an ihrem Stiel die Knospen der Geschlechtsthiere

und lösen sich mit ihnen vom Colonialrohr ab, entsprechen somit in jeder Beziehung den Phorozoiden (Pflegethieren) von Doliolum. Sie schienen die einzige Form steriler Blastozoide bei Dolchinia zu sein, bis KOROTNEFF neuerdings Bruchstücke der Colonie auffand, an denen zwischen den Phorozoiden noch anders geformte, grössere und schlankere Individuen sassen, die in Folge der Abwesenheit von Muskelreifen völlig durchsichtig erschienen (Fig. 637). Die Ingestionsöffnung ist ungemein erweitert, so dass diese langgestielten Individuen in der Form und Organisation eine grosse Uebereinstimmung mit den Lateralsprossen (Gasterozoiden) von Doliolum zeigen (Fig. 629, p. 838), mit denen sie ganz gewiss zu vergleichen sind. Uebrigens besitzen sie ebensowenig wie die Phorozoide eine regelmässige Orientirung am Colonialrohr, sondern sind unregelmässig zwischen den Pflegethieren vertheilt (Fig. 636).

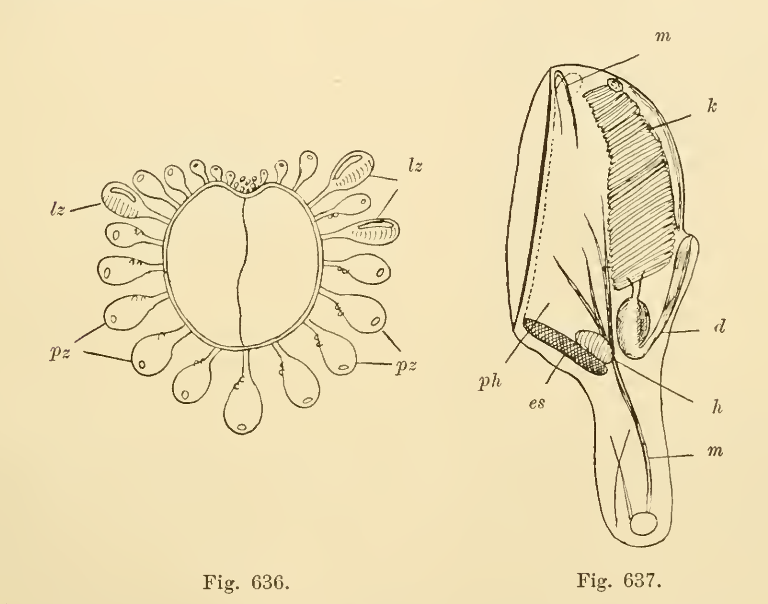


Fig. 636. Fig. 637.

Fig. 636. Querschnitt des Colonialrohrs von Dolchinia mirabilis mit Knospen (oben) und Blastozoiden (seitlich und unten). (Nach KOROTNEFF, 1904.)
lz Lateralzoide, *pz* Phorozoide, im Rohr die senkrecht stehende Scheidewand.

Fig. 637. Lateralzoid („Respirationsthier") von Dolchinia mirabilis. (Nach KOROTNEFF, 1904.)
d Darmkanal, *es* Endostyl, *h* Herz, *k* Kieme, *m* Muskeln, *ph* Pharynx mit der sehr weiten Oeffnung.

Auffallend ist es, dass diese besondere Form der Blastozoide an den zahlreichen, von KOROTNEFF beobachteten Dolchinia-Bruchstücken nur einige wenige Male aufgefunden wurde, was aber anscheinend nicht auf eine Artverschiedenheit, sondern möglicher Weise auf die Vertheilung dieser Individuen am Colonialrohr zurückzuführen ist. Freilich will auch letzteres nicht recht plausibel erscheinen, da die sehr langen, mit einer Unzahl von Phorozoiden und Geschlechtsknospen besetzten Stücke des Colonialrohrs doch auch jene „Lateralzoide" aufweisen müssten, wenn

letztere für ihre Existenz überhaupt wesentlich in Betracht kämen. Diese Frage ist vorläufig nicht zu entscheiden.

Die Function der „Laterozoide“ sieht KOROTNEFF weniger oder überhaupt nicht in der Unterstützung der Ernährung der übrigen Individuen, da er das Vorhandensein besonderer (übrigens wohl nicht unbedingt nöthiger!) Ernährungsbahnen vermisst, sondern er möchte ihnen eher eine Beihilfe bei der Respiration zuschreiben. Diese wäre aus der besonders starken Ausbildnng der Kieme zu entnehmen (Fig. 637), die sie sozusagen zu „Respirationsthieren“ macht.

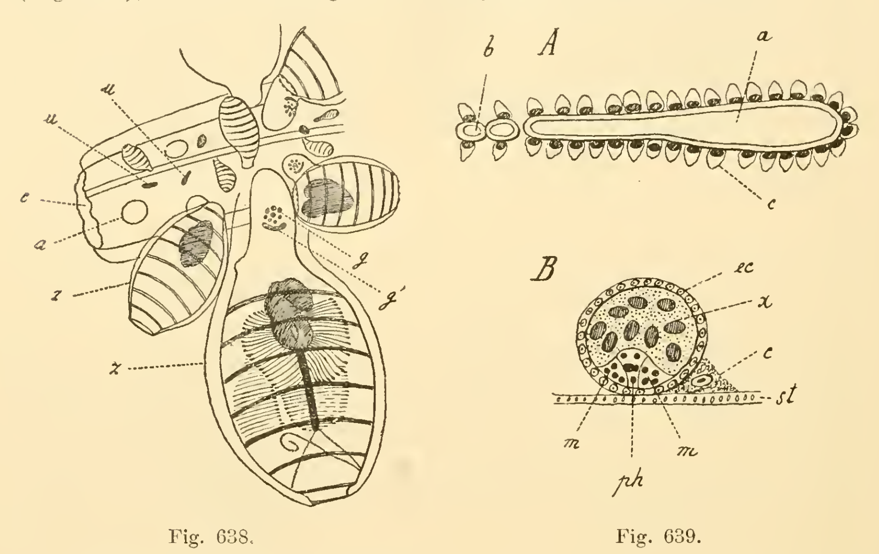


Fig. 638. Fig. 639.

Fig. 638. Stück des Colonialrohrs von Dolchinia mirabilis mit Blastozoiden und Knospen. (Nach KOROTNEFF, 1891.)

a Ansatzstellen von älteren, abgelösten Phorozoiden, *c* Colonialrohr, *g* Geschlechtsknospen, *g'* Geschlechtsurknospe, *u* wandernden Primärknospen, *z* Blastozoide (Pflegethiere, Phorozoide).

Fig. 639. *A* Urknospe (*a*) mit zwei abgeschnürten Knospen (*b*), beide mit Phorocyten (*c*).

B fixirte Knospe von Dolchinia mirabilis im Querschnitt. Beide nach KOROTNEFF, 1891.)

c Phorocyten, *ec* Ectoderm, *m* Muskelplatten, *ph* Pharynxanlage, *st* Epithel des Colonialrohrs, *x* grosszellige Innenmasse der Knospe.

Ausser den beiden sterilen Formen sind nur noch die **Gonozoide** (Geschlechtsthiere) zu nennen, deren Knospen, wie schon erwähnt, am Stiel der Pflegethiere sitzen (Fig. 638). Die darin sich aussprechende Uebereinstimmung mit Doliolum wird insofern noch grösser, als eine der an der Oberfläche des Colonialrohrs wandernden Knospen, die sich am Stiel eines Pflegethieres festsetzte, hier zur Urknospe wird und eine Anzahl von Geschlechtsknospen aus sich hervorgehen lässt (Fig. 638 u. Fig. 639 *A*). Die am Colonialrohr sich bewegenden (primären) Wanderknospen, deren eigner Ursprung dunkel ist, haben überhaupt die Fähigkeit, secundäre Knospen von sich abzuschnüren. Es scheint, dass an den Urknospen die Phorocyten paarweise angeordnet sind und bei der Abtrennung der Secundärknospen entsprechend an diese abgegeben werden (Fig. 639 *A*).

Von der Geschlechtsurknospe ist anzunehmen, dass sie allein zur Production der Geschlechtsknospen dient, die sich dann am Stiel des Pflegethiers zu den Gonozoiden ausbilden, um sich nach erlangter Reife von ihm abzulösen, so wie das Phorozoid selbst sich vom Colonialrohr lostrennte, um ein freies Leben zu führen.

Auf die **Morphologie und Entwicklung** der einzelnen Individuenarten der Dolchinia-Kette soll hier nicht eingegangen werden, da es, soweit als nöthig, schon bei Doliolum und Anchinia geschehen musste, bezüglich der Knospenentwicklung ist jedoch zu erwähnen, dass die jüngsten Knospen nur aus einem äusseren Epithel und einer inneren Zellenmasse bestehen und sich in dieser Hinsicht also ganz ähnlich wie diejenigen von Anchinia verhalten sollen (Korotneff). Die innere Zellenmasse erfährt dann in den ebenfalls noch sehr jungen Knospen eine Sonderung in zwei Partien, von denen die eine aus grösseren, die andere aus kleineren Zellen besteht (Fig. 639 *B*). Indem einzelne Kerne der ersteren sich noch bedeutend vergrösseren, nehmen sie den Character von Keimzellkernen an und es sondert sich somit von dieser Partie die Geschlechtsanlage ab, jedoch soll auch die Anlage des Nervensystems aus diesem Theil der inneren Zellenmasse hervorgehen.

Aus der kleinzelligen Masse gelangen bald die Zellenstränge zur Differenzirung, von denen der mittlere die Anlage des Pharynx und die seitlichen Muskelplatten darstellen sollen (Fig. 639 *B*). Man sieht, dass die Structur der Knospen damit eine gewisse Aehnlichkeit mit den aus einer Anzahl von Zellsträngen und umgebendem Epithel bestehenden jungen Knospen von Doliolum gewinnt (Fig. 604—609, p. 808 ff.).

Von den weiteren Entwicklungsvorgängen wurde bereits früher im Vergleich mit den betreffenden Verhältnissen bei Doliolum und Anchinia hervorgehoben, dass die Cloake auch bei Dolchinia in Form von paarigen Ectodermeinstülpungen gebildet wird (Korotneff, Neumann) und das Pericardialbläschen wie dort als Divertikel der ventralen Pharynxwand entsteht. Weiter kann die übrigens noch nicht genügend aufgeklärte Knospenentwicklung von Dolchinia hier nicht verfolgt werden, doch geht aus dem Mitgetheilten bereits hervor, dass sie sich in vielerlei Beziehung ähnlich der von Doliolum verhalten dürfte.

G. Der Generationswechsel der Dolioliden.

Doliolum.

Die aus dem Ei des Geschlechtsthieres (Gonozoids) hervorgegangene geschwänzte Larve (Oozoid) erzeugt an ihrem Ventralstolo eine grosse Anzahl von Knospen (Fig. 607—612), die nach der Dorsalseite des Mutterthiers, der sog. Amme, wandern, um sich an deren Rückenfortsatz in bestimmter Anordnung festzusetzen (Fig. 611—618). Dass sie sich vorher noch durch Theilung vermehren können, kommt zunächst nicht in Frage. Auf dem Rückenfortsatz der Larve fixirt, entwickeln sie sich zu dreierlei verschiedenen Formen: den Lateralsprossen (Gasterozoiden), Mediansprossen (Phorozoiden) und Urgeschlechtsknospen (Protogonozoiden) (Fig. 618—627). Die beiden ersteren sind weder zur ungeschlechtlichen noch zur geschlechtlichen Fortpflanzung fähig, sondern dienen hauptsächlich der Ernährung und Respiration, besonders was die Lateralzoide angeht, die dementsprechend auch eine vereinfachte

Form zeigen (Fig. 627 u. 629). Die ungeschlechtliche Fortpflanzung führt also ausser zur Stockbildung noch zum Polymorphismus.

Die Medianzoide sind als Pflegethiere (Phorozoide) zum Aufziehen der Geschlechtsindividuen (Gonozoide) bestimmt. die sie an ihrem Ventralauswuchs mit sammt der sie erzeugenden Urgeschlechtsknospe (Protogonozoid) tragen (Fig. 618, 619 und 622). Die Phorozoide sind, wie schon erwähnt, der Fortpflanzung nicht fähig und sind insofern eigentliche Ammen, wie man sie ja auch als zweite Ammenform, und zwar insofern mit grösserem Recht angesprochen hat, als die erste Ammenform (das Oozoid) ausser dem Beruf des Aufziehens der Lateral- und Medianzoide (Gastero- und Phorozoide) noch denjenigen hat, die meisten dieser Individuen selbst zu erzeugen.

Aus den vom Ventralstolo des Oozoids (der geschwänzten Larve) abgeschnürten und an ihren Rückenfortsatz gelangten Wanderknospen gehen am Stiel der Mediansprosse (Phorozoide, Pflegethiere) die Urgeschlechtsknospen (Protogonozoide) hervor. Diese vermehren sich, ohne eine weitere Ausbildung erlangt zu haben, durch mehrfach wiederholte Theilung, und bringen auf diesem Wege die Geschlechtsthiere (Gonozoide) hervor (Fig. 619 u. 622).

Wenn sich dieser letztere Vorgang so verhält, wie man aus den Beobachtungen von Grobben, Uljanin und Neumann entnehmen muss, so würde in den Entwicklungsgang von Doliolum eine zweite sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrende Generation eingefügt sein, deren Individuen freilich nicht zu weiterer Ausbildung gelangen, sondern auf einer sehr niederen Entwicklungsstufe stehen bleiben. Sie können daher auch die von ihnen producirten Blastozoide nicht zur Entwicklung bringen, sondern diese Aufgabe übernimmt das sie an seinem Ventralauswuchs tragende Phorozoid. Dieses ist also nicht, wie man früher annahm, die Mutter der Geschlechtsindividuen, sondern nur ihre Ernährerin und Erzieherin, weshalb die Bezeichnung Pflegethier als eine sehr geeignete erscheint.

Nach dieser Auffassung treten also beim Generationswechsel von Doliolum auf:

1) die Geschlechtsgeneration (Gonozoide), aus deren Eiern hervorgeht:

2) das Oozoid (die geschwänzte Larve oder die sog. erste Ammenform). Es produzirt auf ungeschlechtlichem Wege:

3) die dritte Generation, d. h. die Wanderknospen, die sich an ihm in dreierlei verschiedener Weise umbilden, nämlich zu:

- a) Lateralsprossen (Lateralzoiden, Gasterozoiden),
- b) Mediansprossen (Medianzoiden, Phorozoiden, Pflegethieren),
- c) Urgeschlechtsknospen (Protogonozoiden).

Die Lateralzoide und Medianzoide ermangeln der Fortpflanzungsfähigkeit und dienen zum Ernähren und Aufammen der anderen Individuen der Kette; die Urgeschlechtsknospen hingegen erzeugen durch Theilung oder Knospung:

die Generation der Geschlechtsthiere (Sexualblastozoide, Gonozoide), von denen wir vorher ausgingen.

Nach der hier vertretenen, sich vor Allem an die Befunde von Uljanin und Neumann anlehnende Auffassung folgen auf die Geschlechtsgeneration zwei auf ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzende Generationen: das Oozoid und Protogonozoid. Die Metagenese von Doli-

olum besteht demnach aus einer Geschlechtsgeneration und zwei ungeschlechtlichen Generationen.

Zwei ungeschlechtliche Generationen nahm auch GROBBEN an, das Oozoid (erste Ammenform) und das Phorozoid (zweite Ammenform), doch haben wir bereits gesehen, dass dem letzteren allein die Function des Aufammens der vom Protogonozoid hervorgebrachten Geschlechtsknospen (Gonozoide) zukommt. ULJANIN beurtheilte es denn auch als Pflegethier und leitete die an seinem Ventralauswuchs anhaftenden Knospen von einer Urknospe ab, doch macht er keinen besonderen Unterschied zwischen der letzteren und den Geschlechtsknospen und nahm insofern nur zwei Generationen an, nämlich:

1) die Geschlechtsgeneration (Gonozoide),

2) die ungeschlechtliche Generation (Oozoid, geschwänzte Larve, erste Ammenform), deren aus den Wanderknospen des Ventralstolo hervorgehende Individuen der Herkunft nach gleichwerthig, aber polymorph (als Gastero-, Phoro- und Gonozoide) ausgebildet sind.

Wenn die Geschlechtsurknospe durch wiederholte, auf einander folgende Theilungen eine grössere Zahl von Geschlechtsknospen aus sich hervorgehen lässt, woran nach den Beobachtungen von ULJANIN und NEUMANN wohl kaum zu zweifeln ist, so wird man sie zwar mit den beiden anderen polymorphen Formen (Gastero- und Phorozoiden) gleichsetzen (ULJANIN), aber die Geschlechtsknospen (Gonozoide) selbst als ihre Nachkommen, d. h. als eine neue Generation ansehen müssen. Dass das Protogonozoid auf einer so niederen Entwicklungsstufe stehen bleibt, kann dabei nicht weiter in Betracht kommen, und zwar um so weniger, als man auch von anderen Thierformen die Fähigkeit kennt, sich in einem niederen Entwicklungszustand fortzupflanzen (Hydroiden, Anthozoen, Trematoden, Cestoden, Bryozoen).

Ausser acht gelassen wurde bei dieser Besprechung des Generationswechsels von Doliolum, dass auch den Wanderknospen am Körper des Oozoids und an seinem Rückenfortsatz die Fähigkeit der Vermehrung durch Theilung zukommt (Fig. 609, p. 815), wodurch der Generationswechsel in Folge des Einschiebens neuer ungeschlechtlicher Generationen eine weitere Complication erfahren würde. Durch dieses Verhalten der Wanderknospen im Allgemeinen wird auch das Theilungsvermögen des Protogonozoids in ein etwas anderes Licht gerückt. Weiter soll hier auf diese Vorgänge, wie auch auf einen Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen der übrigen Tunicaten nicht eingegangen werden, da hierzu in dem folgenden Abschnitt noch Gelegenheit sein wird (p. 858 u. 859).

Dolchinia und Anchinia.

D o l i o l u m wurde zunächst für sich behandelt, weil für die anderen beiden Gattungen der Ausgangspunkt, das Oozoid, nicht bekannt und dadurch die sichere Beurtheilung des Generationswechsels erschwert ist. Bei D o l c h i n i a allerdings lassen die bisher bekannt gewordenen Thatsachen ohne weiteres darauf schliessen, dass die betreffenden Vorgänge denen bei D o l i o l u m im Ganzen entsprechen, denn man kennt wie bei diesem:

1) eine G e s c h l e c h t s g e n e r a t i o n (G o n o z o i d e), aus deren Eiern sicher hervorgehen wird:

2) das O o z o i d, welches dann jedenfalls auf ungeschlechtlichem Wege, wenn auch auf bisher unbekannte Weise, hervorbringt:

3) die Wanderknospen als dritte Generation. Diese bilden sich um zu:

a) Lateralzoiden (KOROTNEFF's „Respirationsthieren")

b) Phorozoiden (Pflegethieren)

c) Urgeschlechtsknospen (Protogonozoiden),

wie sicher angenommen werden darf, wenn auch alle diese Vorgänge nicht so genau wie für Doliolum bekannt sind.

Die „Lateralzoide" und Phorozoide sind steril und dienen, wie bei Doliolum, der Ernährung, Respiration und zum Aufammen der übrigen Kettenthiere, die Urgeschlechtsknospen dagegen erzeugen durch Theilung oder Knospung wieder:

die Geschlechtsthiere (Gonozoide, von denen vorher ausgegangen wurde, so dass unter der wahrscheinlichen Voraussetzung der Bestätigung dieser Annahmen durch spätere Beobachtungen für den Generationswechsel von Dolchinia im Ganzen die vorher für Doliolum gemachten Ausführungen gelten dürften.

Nicht ganz so leicht ist die Uebereinstimmung bei Anchinia herbeizuführen. Zwar ist auch hier die Geschlechtsgeneration vorhanden und aus den Eiern der Gonozoide wird gewiss das Oozoid hervorgehen, welches die Wanderknospen als dritte Generation erzeugt, aber die beiden sterilen Formen sind nicht so ganz eindeutig. Dies gilt zunächst für ihre Gestaltungsverhältnisse, die sie nicht so specialisirt wie bei Dolchinia und Doliolum erscheinen lassen, sowie auch für die Function des Tragens und Aufziehens von Geschlechtsknospen, welche nicht in gleicher Weise, wie bei den Pflegethieren von Doliolum und Dolchinia beobachtet werden konnte, so dass von Phorozoiden im selben Sinn wie dort eigentlich nicht gesprochen werden kann.

Da Urgeschlechtsknospen durch die Lage am Stiel von Pflegethieren nicht besonders ausgezeichnet sind, ist es schwierig, in dieser Beziehung die Uebereinstimmung in der Zahl der auf einander folgenden Generationen mit Doliolum und Dolchinia festzustellen. Zwar ist anzunehmen, dass den jungen Knospen von Anchinia wie bei jenen Formen die Fähigkeit zukommt, sich durch Theilung oder Knospung zu vermehren, aber so viel man sehen kann, verhält sich keine von ihnen gerade so, dass sie, wie die Geschlechtsurknospen der anderen Formen, durch mehrfach auf einander folgende Theilungen eine Anzahl von Knospen liefert, die sich zu Gonozoiden entwickeln. Ob nun auch bei Dolchinia die Geschlechtsknospen erst durch Theilung aus primären Knospen entstehen oder aber sich direct aus ihnen entwickeln, muss wohl vorläufig unentschieden bleiben. Im letzteren Fall wären die Wanderknospen mit den jungen Geschlechtsknospen identisch, die Generation der Geschlechtsurknospen würde ausfallen und die Metagenese von Anchinia bestände dann nur aus einer Geschlechts- und einer ungeschlechtlichen Generation, nicht aus deren zwei wie bei Doliolum und Anchinia, obwohl man im Ganzen mehr geneigt ist, auch in dieser Hinsicht eine weitergehende Uebereinstimmung anzunehmen.

Allgemeines.

Ein Ueberblick über die Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tunicaten lässt vor Allem deren grosse Verschiedenartigkeit hervortreten, wodurch sie für eine kurze Zusammenfassung erhebliche Schwierigkeiten bieten. Die von der Körperwand und der

ihr anliegenden Zellschichten ausgehende palleale Knospung und die im Zusammenhang mit gewissen inneren Organen erfolgende pylorische oder epicardiale Knospung einzelner Abtheilungen der Ascidien zeigen eine grosse Verschiedenheit von der stolonialen Knospung, wie sie bei anderen Ascidien und in möglicher Weise modificirter Form bei Pyrosomen, Salpen und Doholiden gefunden wird.

Hier drängt sich nun ganz von selbst die Frage auf, in welchen **Beziehungen bei den Tunicaten die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu einander** stehen, ob sie aus einander hervorgegangen sind und in welcher Weise dies geschehen ist. Für eine befriedigende Beantwortung dieser Frage ist die bisherige Kenntniss dieser Vorgänge nicht genügend und es fehlt an den nöthigen Uebergängen zwischen den einzelnen, mehr oder weniger von einander abweichenden Knospungsarten. Ueberwiegend ist entschieden die sehr characteristische Form der stolonialen Knospung und die verschiedentlich geäusserte Vermuthung, dass sie die den Tunicaten ursprünglich zukommende Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sei, von der sich die anderen Formen ableiten, ist zum mindesten naheliegend. Zu beachten ist aber dabei, dass sie an und für sich nicht ursprünglich sein kann, sondern gewiss auf eine direct vom Körper ausgehende Knospung zurückgeführt werden muss. Derartige Knospungsarten sind nun thatsächlich bei den Ascidien vorhanden, wie wir sahen, nur erscheint es bei ihnen ebenfalls fraglich, ob gerade sie ursprüngliche und nicht vielleicht selbst abgeleitete Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung darstellen. Das Für und Wider kann hier nicht erörtert werden, auch dürften die bisher bekannt gewordenen Thatsachen, wie gesagt, für eine ausschlaggebende Beurtheilung nicht genügen.

Was nun die stoloniale Knospung selbst anbetrifft, so braucht kaum bemerkt zu werden, dass sie in der Form, wie sie uns bei den Salpen, Doholiden und Pyrosomen entgegentritt, nichts Ursprüngliches an sich hat, sondern entweder von einer am Körper rasch auf einander folgenden Knospung (Pyrosomen?) oder von einer echten Stolonenknospung abzuleiten ist, wie wir sie bei den Ascidien (Clavelliniden) kennen lernten. Wenn die Stolonen der Doholiden, Salpen und Pyrosomen ursprünglich Ausläufer waren, an denen in gewissen Abständen Knospen auftraten, so sind sie jetzt zu einem Körperfortsatz (Stolo prolifer) geworden, der fast ganz (Salpen) oder sogar vollständig in die Bildung der dicht an einander gedrängten Knospen aufgeht (Doholiden, Pyrosomen). Noch stärker verändert erscheinen die Verhältnisse dann, wenn der eigentliche Stolo nur noch die Production der Knospen zu bewirken hat, die sich in ganz frühen Stadien von ihm ablösen, um sich auf einen anderen Auswuchs des Körpers zu begeben und dort ihrer Reife entgegen zu gehen, wie es bei den Doholiden geschieht.

Gleichviel, welcher Art nun die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist, in allen den genannten Abtheilungen der Tunicaten, bei den socialen und zusammengesetzten Ascidien sowohl, wie bei den Pyrosomen, Salpen und Doholiden führt sie zur Stockbildung und in Verbindung damit kann dann zwischen den Individuen des Stockes eine Arbeitstheilung eintreten, die einen Polymorphismus zur Folge hat. Besonders kann die Function der geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmten Individuen übertragen werden, und so kommt es zu einem mehr oder weniger deutlichen, unter Umständen sogar

sehr stark ausgeprägten Generationswechsel, wobei besonders an die Salpen und vor Allem an die Dolioliden zu denken ist.

Die Entstehung des Generationswechsels und die Thatsache, dass die Vorgänge bei der Knospenentwicklung von der Embryonalentwicklung sehr verschieden verlaufen können, sind wohl die beiden hervorstechendsten Punkte in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tunicaten und haben dementsprechend eine besonders eingehende Behandlung von Seiten der Autoren erfahren. Hier sollen bezüglich des vorweg zu nehmenden zweiten Punktes nur die hauptsächlich in Frage kommenden entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen einander gegenüber gestellt werden, zumal von diesen Differenzen bei Besprechung der Knospenentwicklung schon wiederholt die Rede war.

Ganz besonders characteristisch bezüglich der **Verschiedenheit zwischen Knospen- und Embryonalentwicklung** ist das Nervensystem. In der Embryonalentwicklung vom Ectoderm herrührend, entsteht es in den Knospen vom inneren Blatt; wenigstens gilt dies in der Hauptsache für die Ascidien, bei denen das Innenblatt im Allgemeinen von der Wand des Kiemenraumes herrührt, also entodermaler Natur ist. Wir möchten hier nur diejenigen Fälle ins Auge fassen, bei denen die betreffende Bildungsweise als sichergestellt erscheint, denn bekanntermassen hat man das Nervensystem auch bei der Knospung mancher Ascidien, wie auch besonders bei Pyrosomen und Salpen, auf das Ectoderm zurückgeführt und ihm anscheinend mit grösserem Recht bei Pyrosomen, Salpen und Dolioliden einen mesodermalen Ursprung zugeschrieben. Wenn diese Angaben auch sehr verschiedenartige und zum Theil recht unsicherer Natur sind, so geht doch immerhin so viel mit Bestimmtheit aus ihnen hervor, dass die Entstehungsweise des betreffenden Organsystems in der Knospenentwicklung eine ganz andere als in der Embryonalentwicklung ist.

Dies gilt in vollem Masse auch für das andere hierbei besonders in Betracht kommende Organsystem, nämlich für den Peribranchialraum. Wenn wir auch hier wieder die Ascidien voranstellen, bei denen diese Verhältnisse besonders klar liegen, so steht der Bildung der Peribranchialsäcke in Form von ectodermalen Einstülpungen bei den Embryonen diejenige als Divertikel des Entodermsackes bei den Knospen gegenüber. Entodermal oder mesodermal dürfte der Ursprung der Peribranchialsäcke auch bei den Pyrosomen und Salpen sein, während sie bei den Embryonen so wie bei den übrigen Tunicaten aus dem Ectoderm entstehen. Dass aber eine derartige Differenz nicht immer vorhanden zu sein braucht, geht aus dem Verhalten der D o l i o l u m - Knospen hervor, bei denen Peribranchialraum und Cloake entsprechend der Embryonalentwicklung als Ectodermeinstülpungen gebildet werden.

Es bestehen noch mannigfache Differenzen zwischen Knospen- und Embryonalentwicklung hinsichtlich der Herkunft und Ausbildung der einzelnen Organsysteme, z. B. des Pharyngeal- und Peribranchialraumes, der Kiemenspalten, Herz-Pericardbildung u. a., doch kann darauf im Einzelnen hier nicht eingegangen werden. Es sei nur noch an zwei Fälle erinnert, welche recht geeignet erscheinen, diese Verhältnisse klar zu beleuchten. Der eine betrifft die schon früher (p. 712 u. 742) besprochene Herkunft des inneren Knospenblattes der Botrylliden vom Peribranchialepithel des Oozoids, also von einer ectodermalen

Schicht, der andere Fall bezieht sich auf die Umbildung der sogenannten secundären Cloakenstränge von Doliolum zum Pharynx des Blastozoids, einem sonst entodermalen Gebilde, welches jedoch in diesem Fall ectodermaler Natur sein würde (vgl. oben p. 809 u. 828). In beiden Fällen steht die Herkunft der betreffenden Anlagen in directem Gegensatz zu ihrem sonstigen Verhalten und zu ihrer Entstehung bei der Embryonalentwicklung; ihre weitere Differenzirung stimmt aber nichtsdestoweniger mit dem überein, was man sonst zu finden gewöhnt ist.

Abgesehen von allen denjenigen Differenzen zwischen Knospen- und Embryonalentwicklung, die zweifelhafter Natur sein und nur auf ungenügender Beobachtung beruhen könnten, bleiben doch noch genügend und durchaus feststehende Fälle übrig, bei denen an einer solchen Verschiedenheit in keiner Weise zu zweifeln ist. Entwicklungsvorgänge, die anscheinend in ganz übereinstimmender Weise verlaufen, basiren dennoch auf völlig verschiedener Grundlage, dagegen können einander durchaus entsprechende Organsysteme auf sehr verschiedenem Wege zu Stande kommen, und bei nahe verwandten Formen findet man in dieser wie in anderen Beziehungen die stärksten Differenzen. So konnte Heider auf Grund seines Studiums der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tunicaten, sowie seiner eigenen Beobachtungen über die Embryonalentwicklung der Salpen (1895 u. 1897) mit Recht von „einer förmlichen Anarchie“ in der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten sprechen.

Es frägt sich nun, welche Gründe für diese ungemein weitgehende Abweichung der Knospenentwicklung von der Embryonalentwicklung vorhanden sind. Man wird denjenigen von vornherein zustimmen, welche die Gründe darin suchen, dass bei der Embryonalentwicklung ein ganz anderer Ausgangspunkt als bei der Knospenentwicklung vorhanden ist. Die erstere geht vom Ei und von den Furchungsstadien aus, während bei der letzteren von Anfang an die zwei- bis dreiblättrige Knospe als Grundlage gegeben ist. Es wäre denkbar, dass damit schon die Veranlassung zu einem differenten Verlauf der Entwicklungsvorgänge vorliegt, obwohl dies natürlich nicht als eine Erklärung betrachtet werden kann, solange man nicht weiss, wie die Organanlagen in den Blättern der nur erst aus verhältnissmässig wenig Zellen bestehenden jungen Knospe vertheilt sind.

Als unbedingt nothwendig wird man die Abweichungen im Verlauf der Knospenentwicklung schon wegen ihres mit der Embryonalentwicklung weit mehr übereinstimmenden Verlaufs bei anderen Thierformen nicht bezeichnen wollen, obwohl man allerdings auch bei ihnen gewisse, wenn auch nicht so weit gehende Differenzen findet; es sei in dieser Beziehung an das Verhalten der Bryozoen und Plathelminthen erinnert (vgl. oben p. 587, 606 u. 693). Bei denjenigen Thieren, die eine Metamorphose und zumal eine solche mit einer vom ausgebildeten Thier recht verschiedenen Larvenform durchlaufen, zu denen die Tunicaten gewiss zu rechnen sind, wäre es immerhin möglich, dass der Ausfall der Larvenstadien und der für ihre Ausbildung nöthigen Entwicklungsvorgänge eine Modification der Entwicklung mit sich bringen könnte. Bei den Tunicaten ist die durch die Embryonalentwicklung zu gestaltende Form der geschwänzten, mit Chorda, langem Nervenstrang und Sinnesorganen versehenen Larve eine recht abweichende von derjenigen, welche bei der Knospenentwicklung direct hervorgebracht wird. Wie

der Wegfall der Metamorphose im Allgemeinen die Entwicklungsvorgänge mehr oder weniger zu beeinflussen pflegt, so wäre dies gewiss beim Uebergang zu den stark veränderten Bedingungen der Knospenentwicklung in noch höherem Masse denkbar.

Man war vielfach zu der Annahme geneigt, dass alle wichtigeren Organanlagen vom Mutterthier direct in die Knospe übergingen, so dass in ihr keine solchen neu gebildet würden, sondern dass dies nur in der Embryonalentwicklung geschähe. Der Verlauf einer grösseren Zahl von Knospungsvorgängen bei den Tunicaten weist allerdings auf ein solches Verhalten hin, wie dies bei der Abschnürung der Knospen von dem die Organanlagen bereits enthaltenen Stolonen der Dolioliden, Salpen, Pyrosomen und Ascidien mehr oder weniger deutlich hervortritt (Fig. 608, 580, 551 u. 537). Betrachtet man hingegen die sehr einfach gebauten Knospenanlagen mancher Ascidien (Fig. 510 u. 537, so wird man einer derartigen Auffassung schon weniger zuneigen. In der That kann es hier, wie aber auch bei den Formen mit weit ausgebildetem Stolo, keinem Zweifel unterliegen, dass in der Knospe Organe neu angelegt werden: wir erinnern an die Cloaken einstülpungen der Dolioliden, um nur ein Beispiel zu nennen. Eine ganze Reihe anderer ergiebt sich ohne Weiteres aus unserer früheren Darstellung der Knospenentwicklung und der bei ihr stattfindenden Organbildung.

Gewisse Organanlagen können, zumal in den noch ungemein einfach gebauten jüngsten Knospen in einigermassen vorgebildetem Zustand nicht vorhanden sein; inwieweit nichtsdestoweniger Bestimmung für sie getroffen ist, müsste Gegenstand weiterer Beobachtungen und besonders darauf hin gerichteter Experimente sein. Die Vermuthung, dass das für die Bildung der Knospen und ihrer Organe bestimmte Material schon bei der Embryonalentwicklung gewissermassen zurückgestellt würde, ist auch für die Tunicaten ausgesprochen worden, ohne allerdings unseres Wissens bisher bewiesen werden zu können. Die Neubildung wichtiger und sehr umfangreicher Theile des Körpers, wie sie durch die Regenerationsversuche von J. Löb, Driesch u. A. nachgewiesen wurde, spricht nicht gerade für eine derartige Annahme. Auf die sich hieran anknüpfenden Fragen wird übrigens im Capitel Regeneration näher einzugehen sein.

Was nun den anderen, bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tunicaten so auffallenden Punkt, nämlich den **Generationswechsel** betrifft, so ist er am ausgeprägtesten bei den Dolioliden entwickelt und spielt eine wichtige Rolle bei den Salpen und Pyrosomen. Erscheinungen, die sich als Generationswechsel deuten lassen, werden auch bei Synascidien gefunden. Alle diese Vorgänge sind aber ebensowenig wie die der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tunicaten in eine Reihe zu bringen, wodurch es ungemein erschwert wird, für das Zustandekommen des Generationswechsels eine brauchbare Erklärung zu finden.

Gehen wir von den einfachen Verhältnissen der Stolonenknospung bei den Ascidien aus, so sieht man den Stock der Clavelliniden oder Perophoriden dadurch zu Stande kommen, dass an dem vom Oozoid ausgehenden Stolo neue Individuen durch Knospung entstehen. Die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung scheint den Blasto-

zoiden nicht zuzukommen, sondern sie ist anscheinend auf das Oozoid beschränkt, während dieses sowohl, wie auch die Blastozoide sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen vermögen. Hier ist also die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung im Allgemeinen sämmtlichen Individuen des Stockes eigen, doch gilt dies durchaus nicht für alle Ascidien, wie wir schon früher sahen. So geht bei Distaplia das Oozoid zu Grunde, ohne die Geschlechtsreife erlangt zu haben, und diese ist zum mindesten auch der ersten Knospengeneration versagt. Bei den Botrylliden enthält das Oozoid zwar schon recht weit ausgebildete Geschlechtsproducte, aber zur Reife gelangen sie nicht in ihm, sondern erst in den Blastozoiden der folgenden Generationen, an die sie abgegeben werden. Dies braucht nicht einmal in der nächsten, sondern erst in einer der folgenden Generationen zu geschehen und kann sich bis zur 6. und 7. Generation hinausschieben, so dass also eine Anzahl zwar mit Geschlechtszellen versehener, aber doch auf ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzender Generationen auf einander folgt, ehe die Geschlechtsgeneration auftritt.

Schon bei den Ascidien kann also eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen mit einer Geschlechtsgeneration abwechseln, und es liegt kein rechter Grund vor, weshalb nicht schon hier von einem Generationswechsel gesprochen werden sollte, obwohl diejenigen Autoren, welche wie Ganin, Grobben und Uljanin zu einer solchen Auffassung hinneigten, einen ziemlichen Widerstand erfuhren (Seeliger).

Bedenken wird man allerdings darin finden können, dass in den Individuen der ungeschlechtlichen Generationen schon Geschlechtsproducte vorhanden sind und sie somit nur als unterdrückte Geschlechtsthiere, aber doch als solche erscheinen. Dasselbe ist schliesslich bei den Salpen der Fall, deren Geschlechtsanlage vom Mutterthier auf die Blastozoide übergeht. Allerdings hat dieses Verhalten gerade auch bei den Salpen Veranlassung gegeben, das Bestehen eines Generationswechsels anzuzweifeln (vgl. weiter unten p. 857), aber am Ende wird ein Generationswechsel überhaupt kaum anders als durch Unterdrückung der Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei gewissen Individuen zu Stande kommen können.

Wenn wir schon bei den Ascidien von einem Generationswechsel sprechen, wogegen uns, wie gesagt, kein stichhaltiger Grund vorzuliegen scheint, so ist zu bemerken, dass er nicht so klar hervortritt wie bei den Salpen und Doliolиden. Dies kommt daher, dass es sich nicht, wie bei diesen, in der Hauptsache um ein in besonderer Weise ausgezeichnetes Individuum handelt, von welchem die Bildung der auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten Individuen der Colonie ausgeht, sondern die in ihr enthaltenen und sie zusammensetzenden Blastozoide vermehren sich ihrerseits alsbald wieder auf ungeschlechtlichem Wege. Wenn auch das Oozoid im Ascidienstock eine für deren Entstehung sehr wichtige Rolle spielt, so bewahrt es diese doch längst nicht im gleichen Masse wie bei jenen Colonien, es kann im Gegentheil schon einer frühzeitigen Rückbildung verfallen (Distomiden, Diplosomiden, Botrylliden), ohne dass die Colonie und ihre Weiterentwicklung dadurch in Mitleidenschaft gezogen wird.

In dieser Hinsicht recht ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Pyrosomen, deren Oozoid (Cyathozoid) ebenfalls zur Rückbildung ge-

langt, wenn die vier ersten Blastozoide (Ascidiozoide) bis zu einem gewissen Grad ihrer Entwicklung gediehen sind und von ihnen die Weiterbildung des Pyrosomenstockes besorgt wird. Von dem Oozoid geht zwar die Gründung der Colonie aus, aber in dieser spielt es späterhin keine Rolle mehr und kommt demnach auch nicht zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Seine Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist mit der Production der vier Primärblastozoide erschöpft und sie wird nunmehr diesen, bezw. den folgenden Generationen von Blastozoiden überlassen, die ihrerseits die Geschlechtsreife erlangen. Die Blastozoide der Pyrosomencolonie sind demnach sowohl zur ungeschlechtlichen wie zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt, und der Generationswechsel besteht also in der Abwechslung dieser Generationen mit der einen, sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden 1. Generation, dem Oozoid. Man sieht, dass der Generationswechsel hier nicht so rein zum Ausdruck kommt, und die Verhältnisse der Pyrosomen erinnern auch in dieser Beziehung an diejenigen der Synascidien.

Die Knospung führt zur Stockbildung und diese zur Arbeitstheilung, als welche gewiss auch die Vertheilung der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf verschiedene Individuen angesehen werden darf, zumal damit eine differente Ausbildung der Körpergestalt und Organisation (Dimorphismus, Polymorphismus) verbunden sein kann. Diese Art der Arbeitstheilung findet sich bereits bei den Ascidien, wie bei ihnen anscheinend auch eine Differenzirung der Individuen nach der Richtung verschiedenartiger Verwendung (als Ruheknospen und Nährkammern bei den Distomiden und Clavellina) eintreten kann.

Mit der Zurückführung des Generationswechsels auf eine durch die Stockbildung ermöglichte Arbeitstheilung schliessen wir uns der bereits im Speziellen Theil dieses Lehrbuchs (p. 1414 ff.) vertretenen älteren Auffassung von Leuckart, Claus, Grobben u. A. an. Das aus dem Ei hervorgegangene Individuum (Oozoid) gründet die Colonie und sorgt, unter Umständen im Verein mit den Individuen der nächstfolgenden Generationen (Ascidien, Pyrosomen), für deren Vergrösserung auf dem Wege der Knospung, während die auf diese Weise erzeugten Individuen die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung erlangen und somit durch ihre Nachkommen zur Begründung neuer Colonien Veranlassung geben.

Wenn die Aufeinanderfolge der Generationen aus den angeführten Gründen bei den Ascidien und Pyrosomen weniger klar zu Tage tritt, so ist es hingegen bei den Salpen und Dolioliden im hohen Masse der Fall. Das Oozoid bleibt dauernd erhalten und bringt (als „Solitärform“ oder „Amme“) an seinem Stolo prolifer durch Knospung fortwährend neue Individuen hervor, die sich dann ihrerseits auf geschlechtlichem Wege vermehren, um dadurch wieder die Solitärform zu erzeugen. Zwischen dieser und den Geschlechtsthieren besteht ein Dimorphismus, der sich durch ihre verschiedene Lebensweise und Verrichtungen erklärt, indem die Blastozoide gedrängt in der Kette liegen, die Solitärform aber als Anfangs freilebendes Thier den in Entwicklung begriffenen Stolo zu tragen hat.

Den Stolo prolifer selbst, diesen für die Knospung so wichtigen Körpertheil der Salpe, kann man sich in seiner jetzigen Form aus

einem langgestreckten mit Knospen besetzten Körperfortsatz entstanden denken, wie er bei Ascidien noch gefunden wird. Dann muss er freilich eine starke Modification erfahren haben, ehe er zu dem aus dicht gedrängten Knospenanlagen bestehenden Gebilde wurde. Andererseits liesse sich die Entstehung des Stolo prolifer auch dadurch erklären, dass an einer bestimmten Stelle des Körpers rasch nach einander die Bildung immer neuer Knospen erfolgte und auf diese Weise eine solche Knospenreihe zu Stande käme, wie sie jetzt im Stolo vorliegt. Für eine derartige beschleunigte Knospenproduction an der Körperwand hat man freilich in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tunicaten keinen rechten Anhalt, so dass die Herleitung des Stolo prolifer der Salpen, Dolioliden und Pyrosomen von einem dem Ascidienstolo entsprechenden Körperfortsatz immer noch die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Von Seiten einiger Autoren ist ein grosses Gewicht auf das Uebergehen der Organanlagen vom Mutterthier in den Stolo und von diesem in die Blastozoide gelegt worden (Brooks, Seeliger). Eine besonders wichtige Rolle spielt dabei die Genitalanlage der Salpen und Pyrosomen; Seeliger betrachtet das Stolomesoderm als den umgewandelten Geschlechtsapparat, und zwar so, dass (bei den Pyrosomen) ein Theil zum Aufbau des Zwitterapparats im Mutterthier zurückbleibt, ein anderer aber in den Stolo als dessen „Mesoderm" übergeht. Daraus würde sich die von Seeliger angenommene, von Anderen allerdings bestrittene, grosse Bildungsfähigkeit des Mesoderms erklären, aus welchem nach seiner Darstellung einer Reihe wichtiger Organe hervorgeht (vgl. p. 765, 777 u. 780 ff.), sowie vor Allem auch die von ihm beobachtete Erscheinung, dass gelegentlich Geschlechtszellen in anderen Organen, nämlich junge Eizellen in den Wänden des Peribranchialraums oder im Nervensystem auftreten. Seeliger schreibt diesem Verhalten für die Entstehung der Knospung und damit des Generationswechsels eine grosse Bedeutung zu, indem der Geschlechtsapparat bei Ueberhandnahme der Knospenproduction in deren Mutterthier schliesslich ganz zurücktritt und auf die ungeschlechtlich erzeugten Individuen übergeht, wie es beim Generationswechsel der Salpen geschehen ist.

Der Uebergang der Keimzellen von den Individuen der vorhergehenden auf diejenigen der nachfolgenden Generation, welcher bereits von den Ascidien zu erwähnen war, hat bei den Salpen zu einer andersartigen Auffassung ihrer Fortpflanzung Anlass gegeben, indem nach Brooks die Solitärform das weibliche Thier ist, welches die Eier hervorbringt, um sie an die Blastozoide der Kette abzugeben. Diese letzteren sind männlichen Characters und werden zu scheinbaren Zwittern erst durch die Aufnahme der weiblichen Organe. Zwischen der Solitärform und den auf ungeschlechtlichem Wege aus ihr hervorgegangenen Kettensalpen bestände dann nur ein Geschlechtsdimorphismus und der Generationswechsel fiele weg.

Gegen die von Brooks vertretene Auffassung wandte bereits Seeliger ein, dass aus der von dem Oozoid herrührenden Genitalanlage ausser den Ovarien auch die Hoden der Kettensalpen hervorgehen und dass die Genitalorgane sowie die anderen Organsysteme nur in der Anlage vom Mutterthier übernommen werden, um erst im Körper des Blastozoids zu weiterer Ausbildung zu gelangen. Wie man jene anderen Organsysteme

als solche des Blastozoids und nicht des Mutterthiers ansieht, so ist das auch für die Ovarien nicht nöthig, so dass keine Veranlassung vorliegt, den Generationswechsel der Salpen aus den angegebenen Gründen fallen zu lassen.

Das Gleiche gilt für die ältere Anschauung von TODARO, welche darauf beruhte, dass die knospenden Individuen auf die Entwicklung einzelner Embryonalzellen zurück zu führen seien; indem letztere als Keimzellen anzusehen oder ihnen gleichwerthig seien, würden die Kettensalpen dann nicht als Nachkommen, sondern vielmehr als Geschwister der Solitärform erscheinen. Die aus der Salpenentwicklung bekannt gewordenen Thatsachen berechtigen nicht zu einer derartigen Annahme, die denn auch von Seiten anderer Autoren (SEELIGER, HEIDER) zurückgewiesen wurde.

Die hauptsächlich auf den Generationswechsel der Salpen bezüglichen Ausführungen gelten im Ganzen auch für denjenigen der Dolioliden, nur dass dieser noch ausgesprochener hervortritt und die Verhältnisse durch die fortschreitende Arbeitstheilung und das Auftreten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in sehr frühen Entwicklungsstadien eine weitere Complication erfahren. Dazu kommt, dass die Knospen nicht wie bei den Salpen an ihrer Ursprungsstelle, dem Stolo prolifer, sondern an einem nachträglich entstandenen Körperauswuchs, dem Rückenfortsatz, ihre Entwicklung durchmachen. Hier finden sich dann neben einander Geschlechtsthiere (Gonozoide), sowie andere Individuen, welche der Geschlechtsorgane entbehren und jenen nur als Pflegethiere (Gasterozoide, Phorozoide) dienen. Dieser Generationswechsel ist also in ähnlicher Weise wie bei den Siphonophoren von einer ziemlich weitgehenden Arbeitstheilung begleitet und führt, da die betreffenden Blastozoide nicht nur verschiedene Functionen haben, sondern auch eine abweichende Gestalt zeigen, zum Polymorphismus. In dieser Hinsicht sei auf das schon vorher über den Generationswechsel der Dolioliden Mitgetheilte verwiesen (p. 847), jedoch bedarf ein Punkt noch der Besprechung, nämlich die Fähigkeit sehr junger Knospen, sich auf ungeschlechtlichem Wege zu vermehren.

Es wurde gezeigt, dass die vom Stolo prolifer mit Hilfe der Phorocyten abwandernden Knospen, die noch ungefähr die Organisation des Stolo besitzen, sich in diesem niederen Entwicklungszustand zu theilen, bezw. Knospen von sich abzuschnüren vermögen. Das gilt für die Wanderknospen selbst, wie für diejenigen von ihnen, welche sich am Stiel eines Pflegethiers als Urknospen niederlassen, um durch wiederholt auf einander folgende Knospungen die Geschlechtsknospen zu liefern, die sich ihrerseits zu den Gonozoiden entwickeln. Infolge des letzteren Verhaltens schiebt sich eine weitere ungeschlechtliche Generation ein, diejenige der Geschlechtsknospen; der Generationswechsel setzt sich somit aus einer Geschlechtsgeneration (Gonozoid) und aus zwei ungeschlechtlichen Generationen (Oozoid, Protogonozoid) zusammen.

Hier interessirt besonders *die Erlangung der Fortpflanzungsfähigkeit in sehr jugendlichem Zustand*, die wir übrigens unter den Tunicaten auch bereits bei den Ascidien, als Theilung der Primordialknospen von *Distaplia*, kennen lernten (p. 728). Wenn auch nicht in so jungen Stadien, tritt die Knospung doch auch bei anderen Tunicaten sehr frühzeitig auf, so sahen wir bei den

Didemniden die jungen Larven und Embryonen bereits zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergehen (p. 722) und auch bei den Pyrosomen sind es die Embryonen, welche auf gleichem Wege die ersten Blastozoide hervorbringen (p. 753). Uebrigens ist auch bei den Salpen und bei Doliolum der die Knospen producirende Körpertheil, der Stolo prolifer, schon zur Zeit der Embryonalentwicklung vorhanden. Auf dieses Verhalten ist insofern von verschiedenen Seiten (Balfour, Uljanin, Salensky u. A.) ein grosses Gewicht gelegt worden, als man die Entstehung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in die Zeit der Metamorphose (Salensky) oder noch jüngerer Entwicklungsstadien (Uljanin) verlegte, die man nach dieser Richtung für besonders bildungsfähig ansah.

Indem man Jugendstadien zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergehen liess, hatte man Thierformen zur Verfügung, die sich nicht oder noch nicht auf geschlechtlichem Wege vermehren, und gleichzeitig glaubte man auf diese Weise den durch den Unterschied zwischen Larve und ausgebildetem Thier bedingten Dimorphismus erklären zu können, wie er sich beim Generationswechsel hinsichtlich der „Ammen" und Geschlechtsthiere zu erkennen gibt. Die Differenz wird befestigt und vielleicht weiter verstärkt, wenn die zuerst noch vorhandene Fähigkeit der Amme zur geschlechtlichen Fortpflanzung auch in späteren Stadien nicht mehr eintritt, sondern gänzlich schwindet und die durch Knospung erzeugten Individuen ihrerseits sich nicht auf ungeschlechtlichem, sondern auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen vermögen. — Im Zusammenhang damit wäre das von Seeliger besonders stark betonte Moment zu erwähnen, wonach das mit dem Zurückgehen der geschlechtlichen Fortpflanzung in grösserer Menge verfügbar werdende Material nunmehr zum Aufbau der Knospen Verwendung finden könne. Man hat diesen Factor geradezu zur Erklärung des Zustandekommens der Knospung herangezogen, wobei es freilich Schwierigkeit bereitet, für das Zurückgehen der geschlechtlichen Fortpflanzung ohne Vorhandensein der ungeschlechtlichen einen ausreichenden und annehmbaren Grund zu finden.

Wenn auch die Fähigkeit, sich bereits auf sehr frühen Entwicklungsstadien durch Theilung oder Knospung zu vermehren, ausser bei den Tunicaten noch bei anderen Thierformen (Würmern, Bryozoen, Cölenteraten) angetroffen wird, so will uns diese Herleitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung doch nicht recht einleuchtend erscheinen, da ein Zusammenhang zwischen den in frühen Entwicklungszuständen sich abspielenden Fortpflanzungsvorgängen mit denjenigen an den ausgebildeten Thieren nur schwer herzustellen ist, es sei denn, dass sie in umgekehrter Richtung von den letzteren hergeleitet würden. Wir möchten es daher im Ganzen für wahrscheinlich halten, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Tunicaten von den ausgebildeten Thieren im engsten Zusammenhang mit ihrer Lebensweise, und zwar mit Aenderungen in dieser, etwa mit dem Uebergang vom freien Umherschwimmen zum Festsitzen erworben wurde. Die Ascidien dürften dafür noch den besten Anhalt geben, aber freilich ist das aus ihrer Entwicklung bisher Bekannte viel zu lückenhaft, um ein einigermassen vollständiges Bild davon zu geben, wie sich diese Vorgänge in der Phylogenie vollzogen haben. Vor allen Dingen sind es die frühen Etappen, welche fehlen, sowie der Zusamenhang der stolonialen Knospung mit den anderen Formen der ungeschlechtlichen

Fortpflanzung. Zwischen der Art von Stolonenknospung, wie sie den Dolioliden, Salpen und Pyrosomen zukommt und derjenigen bei den Ascidien klafft aber leider eine besonders weite Kluft, von der wir nur hoffen dürfen, dass sie durch spätere Untersuchungen überbrückt wird.

VIII. Allgemeines über die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die hierauf bezügliche Literatur wird am Ende dieses Abschnitts, bezw. am Anfang des Literaturverzeichnisses des ganzen Capitels mitgeteilt.

Bei einem Vergleich der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsvorvorgänge richtet sich der Blick unwillkürlich auf die **Protozoen**, und wenn auch deren Behandlung ausserhalb der Aufgaben dieses Lehrbuchs liegt, so müssen sie dennoch an dieser Stelle zu einer kurzen Betrachtung herangezogen werden. Nothwendig und naheliegend er-

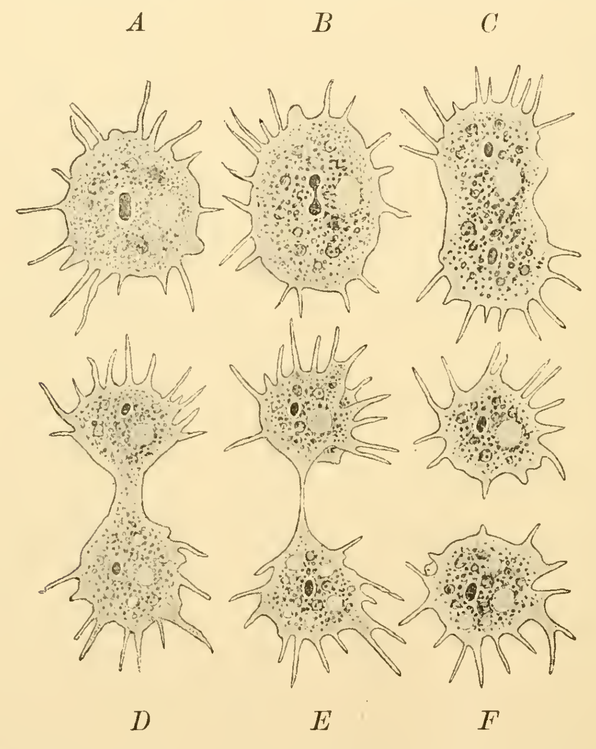


Fig. 640. Theilung der Amoeba polypodia, *A* und *B* Theilung des Kerns, *C*—*F* Theilung des Cytoplasmakörpers, in welchem neben dem Kern die helle Vacuole sichtbar ist. (Nach F. E. SCHULZE, aus LANG's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1901.)

scheint dies deshalb, weil die Vorgänge in der äusseren Erscheinung eine grosse Uebereinstimmung zeigen. Die Protozoen vermehren sich wie die Metazoen durch Theilung und Knospung (Fig. 640—643). Die erstere kann sowohl durch Quertheilung wie durch Längstheilung erfolgen und kann sich ohne oder mit vorbereitenden Neubildungsprocessen

vollziehen, also wie bei den Metazoen als Architomie oder Paratomie erscheinen (Fig. 640, 643). Von den Amöben bis zu den Flagellaten und Ciliaten findet man anscheinend ganz unvermittelte Durchtheilungen des Körpers (Fig. 640, 642), während andererseits bei den Infusorien die der Theilung vorausgehende Anlage bestimmter Körpertheile, besonders des Mundes und Peristomfeldes eine häufige Erscheinung ist (Fig. 643). In beiden Fällen führt die Theilung des betreffenden Thieres zur Erzeugung zweier vollständigen Individuen (Fig. 640—643).

Während bei der genannten Fortpflanzungsweise die beiden Theilstücke annähernd gleich gross sind (Fig. 640, 641, 642), verhält sich dies bei der als Knospung bezeichneten Vermehrung insofern anders, als an einer oder mehreren Stellen des Körpers buckelförmige Er-

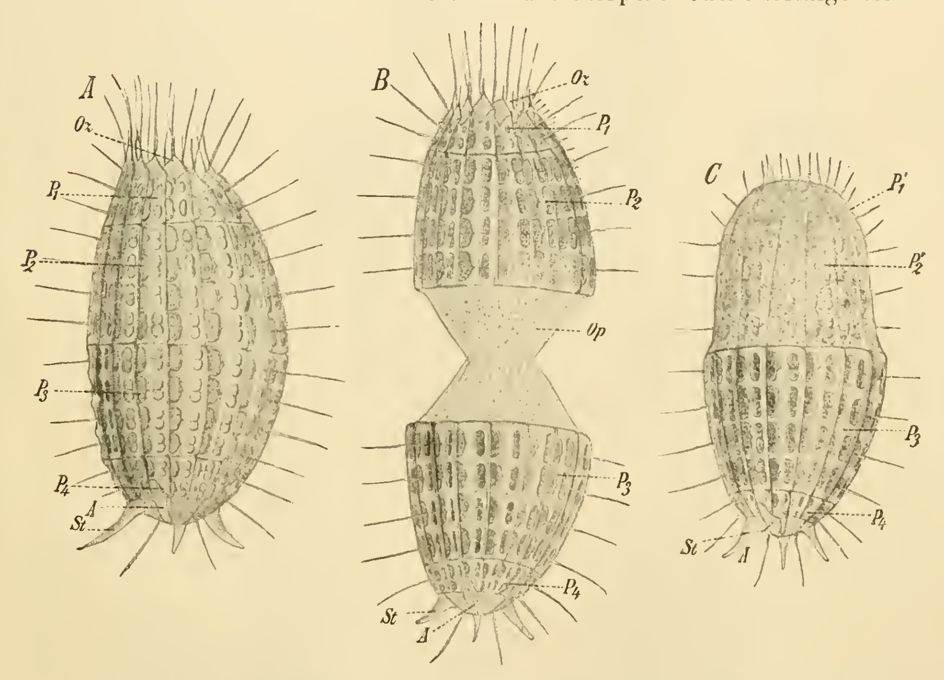


Fig. 641. Quertheilung von Coleps hirtus. (Nach Doflein, 1909.) *A* Mutterthier vor der Theilung, *B* Theilungsstadium, *C* Tochterthier, nach der Theilung im Stadium der in Ausbildung begriffenen pelliculären Differenzirung.

A Analende, *op* nacktes Plasma an den zuwachsenden Theilen, *Oz* Oralzahn, P_1—P_4 die vier Plattenreihen, *St* Stacheln.

hebungen gebildet werden (Fig. 644), die dann als „Knospen“ zur Ablösung gelangen und hinter dem Umfang des Mutterthieres beträchtlich zurückstehen. Die Knospen zeigen bei der Anlage keinerlei Aehnlichkeit mit dem Mutterthier, sind also noch ganz unentwickelt und erlangen ihre weitere Ausbildung erst später, sei es im Zusammenhang mit dem mütterlichen Körper oder nach erfolgter Ablösung. Derartige Knospungsvorgänge werden besonders bei den Peritrichen (Spirochona, Vorticelliden, Fig. 644, 646), und Suctorien (Podophrya, Fig. 645) beobachtet; sie sind hier auch insofern von Interesse, als die Knospung (Schwärmerbildung) ins Innere des Körpers verlegt werden kann (Podophrya). Eine weitere Uebereinstimmung mit den bei

Metazoen obwaltenden Verhältnissen kann auch darin gefunden werden, dass die durch Theilung oder Knospung entstandenen Individuen bei manchen Infusorien (Carchesium, Epistylis, Ophrydium, Dendrosoma) nicht zur Ablösung gelangen und dadurch kleine, oft recht individuenreiche Stöcke zur Ausbildung kommen (Fig. 646, 647).

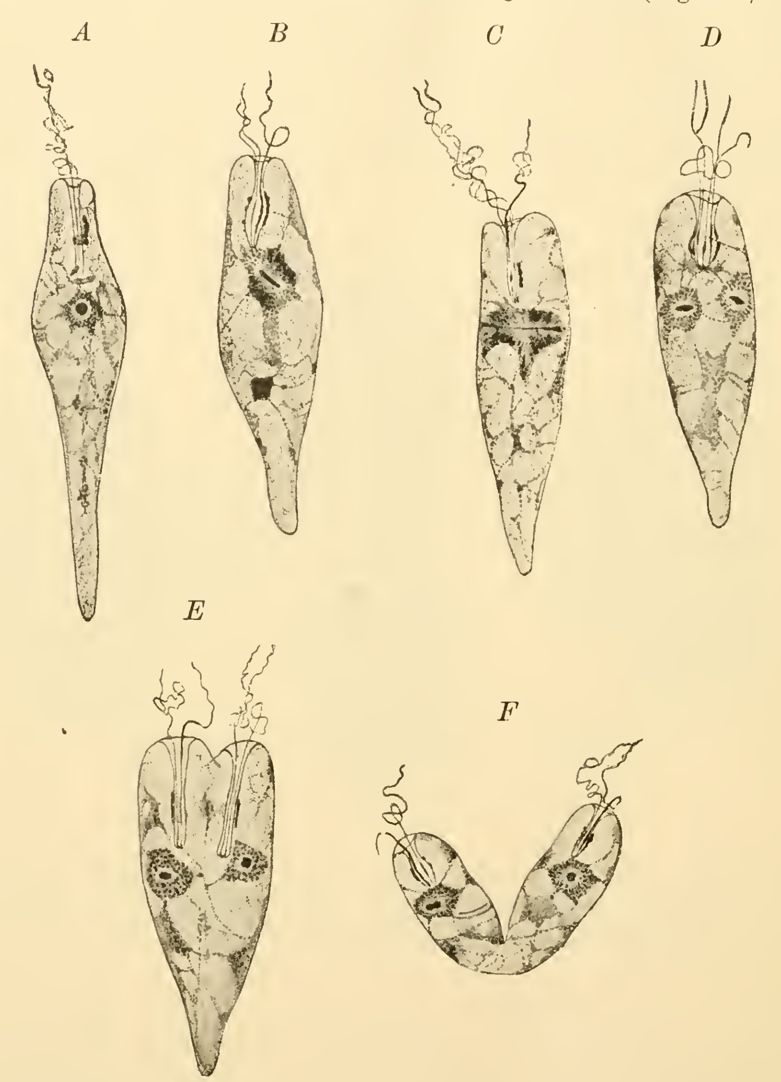


Fig. 642. Längstheilung des Flagellats Eutreptia viridis. (Nach STEUER, aus DOFLEIN's Protozoenkunde, 1909.)

Die Coloniebildung in Folge ungeschlechtlicher Fortpflanzung wird auch sonst bei den Protozoen gefunden, wir brauchen nur an die Radiolarien als Vertreter der Rhizopoden, wie an die Flagellaten zu erinnern.

Der **Vergleich zwischen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen und Metazoen** liesse sich noch weiter führen und auf

die Abschnürung kleiner Theilstücke, sowie auf die Bildung von Dauerzuständen ausdehnen, wodurch dann eine Analogie mit der Fragmentation, Frustulation, Dauerknospen-, Gemmula- und Statoblastenbildung gewonnen würde, doch dürfen wir uns mit diesem Hinweis begnügen, da hier vor allen Dingen die Frage interessirt, ob zwischen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Meta- und Protozoen wirkliche genetische Beziehungen bestehen, d. h. ob diejenige der mehrzelligen Thiere auf die der Einzelligen zurückzuführen ist.

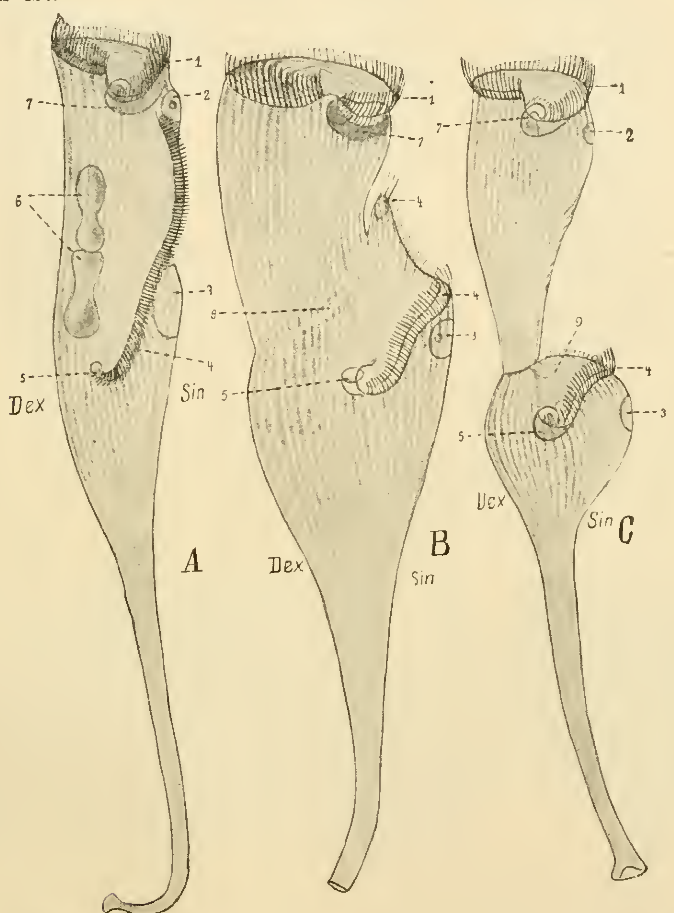


Fig. 643. Theilung von Stentor coeruleus. (Nach JOHNSON, aus A. LANG's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1901.)

Dex rechte, *Sin* linke Körperseite, *1* adorale Wimperzone des Mutterthieres, sowie des vorderen Tochterthieres, *2* pulsierende Vacuole des Mutter- und vorderen Tochterthieres, *3* des hinteren Tochterthieres, *4* die neugebildete Mundspirale des hinteren Tochterthieres, *5* und *7* Einsenkung zum Cytostom und Cytopharynx, *6* Macronucleus, *8* Trennungslinie beider Thiere, *9* Peristom des hinteren Tochterthieres.

Trotz der vorher betonten grossen Aehnlichkeit im Vollzug der Theilungs- und Knospungsvorgänge bei Protozoen und Metazoen wird man ihr im Hinblick darauf, dass sich diese Vorgänge dort an einer

Zelle, hier aber am mehrzelligen Organismus abspielen, keine besondere Bedeutung zuschreiben können. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen beruht immer auf Zelltheilung und verläuft als solche; also ist sie einer Zelltheilung der Metazoen, etwa der-

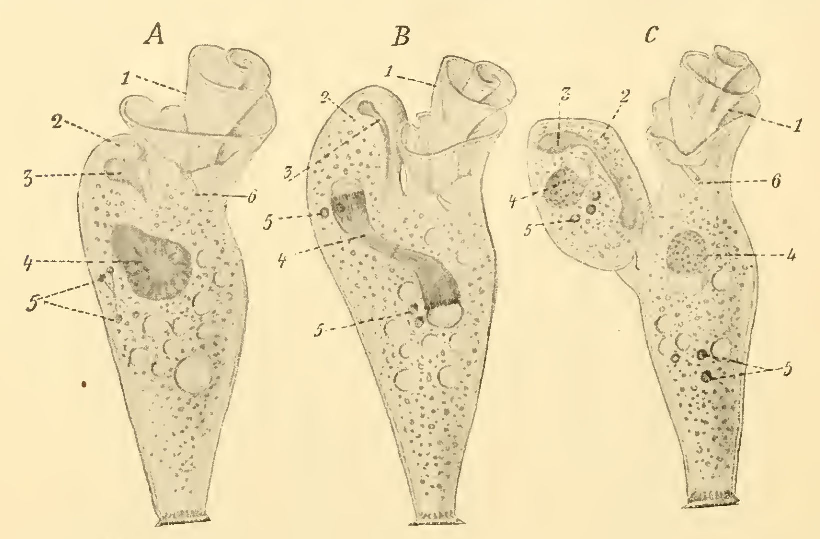


Fig. 644. Knospung von Spirochona gemmipara. (Nach R. HERTWIG, aus LANG's Vergl. Anatomie, 1901.)

1 Spiraltrichter des Mutterthieres, *2* Knospe, *3* Peristomanlage der Knospe, *4* Macronucleus, *5* Micronucleus, *6* Cytopharynx.

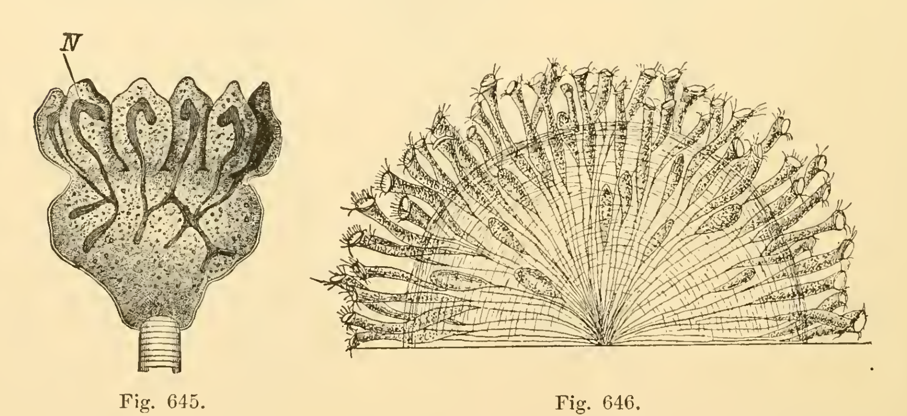


Fig. 645. Fig. 646.

Fig. 645. Multiple Knospung bei Ephelota (Podophrya) gemmipara, *N* der in die Knospen Fortsätze treibende Kern. (Nach R. HERTWIG aus DOFLEIN's Protozoenkunde, 1909.)

Fig. 646. Ophrydium Eichhorni, Colonie mit vorgestreckten Individuen. (Nach S. KENT, aus A. LANG's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1901.)

jenigen der Eizelle gleich zu setzen. Die ihr entsprechenden Zellvermehrungen führen bei den Metazoen im Allgemeinen nicht wie bei den Protozoen zu einer Trennung der neu entstandenen Zellen, die sich dadurch als selbstständige Individuen zu erkennen geben, sondern

sie bleiben mit einander vereinigt, um die Gewebe und Organe des Metazoenkörpers zu bilden.

Wie die Fähigkeit dieser Art der Fortpflanzung von einer Zelle auf die gesammte Zellencolonie übergegangen sein könnte, ist nicht recht einzusehen, wohl aber ist es ohne Weiteres verständlich, wie in einer solchen Colonie einzelne Zellen als besondere Fortpflanzungszellen ausgebildet werden. Da handelt es sich um die weitere Entwicklung einer Fähigkeit, die ihnen, wenn auch in etwas anderer Weise,



Fig. 647. Colonie von Dendrosoma radians. (Nach S. KENT, aus A. LANG's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1901.)

1 äussere Knospen, *2* die aufrechten Stämmchen, *3* der dunkel eingezeichnete bandförmige Kern, *4* contractile Vacuolen, *5* Unterlage, *6* dieser sich anschmiegende Stolonen der Colonie, *7* innere Knospen der unteren Stockpartie.

schon früher zukam, d. h. also um die Differenzirung besonderer Geschlechtszellen, wie wir sie in der Volvoxcolonie und in ziemlich übereinstimmender Weise bei den gesammten Metazoen finden. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen geht diese aber nicht mehr von einer Zelle aus, sondern ihre Grundlage ist eine mehrzellige, sie pflegt unter Betheiligung mehrerer Körperschichten zu erfolgen und nicht selten einen beträchtlichen Theil des Körpers

in Anspruch zu nehmen, ihn bei der Theilung sogar ungefähr zu halbiren.

Nicht die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen erscheint somit als die Fortsetzung der monogonen Fortpflanzungsarten bei den Protozoen, wie man bei der früheren ungenauen Kenntniss von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Einzelligen anzunehmen geneigt war, sondern diese letztere ist es vielmehr, welche in der Amphigonie der Metazoen weiter geführt wird. Dieser von R. Hertwig (1899) geäusserten Auffassung wird man sich ohne weiteres anschliessen können und mit ihm die sogenannte vegetative Vermehrung (durch Theilung, Knospung etc.) als eine Neuerwerbung der Metazoen betrachten [1]).

Ehe nun auf die vermuthliche Entstehung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Metazoen eingegangen wird, sei noch auf einen Fortpflanzungsmodus hingewiesen, der, ebenfalls zu der Fortpflanzung der Protozoen in Beziehung gebracht, hier aber bisher ausser Acht gelassen wurde, da er sich in den Rahmen dieser Darstellung insofern nicht einfügt, als es sich bei ihm wie bei der Amphigonie um eine **Vermehrung durch Einzelzellen** handelt, nämlich bei der Fortpflanzung der Dicyemiden und Orthonectiden.

Die **Fortpflanzung der Dicyemiden** ist besonders durch die Untersuchungen von E. van Beneden und Whitman, sowie neuerdings durch diejenigen von M. Hartmann (1904 u. 1906) genauer bekannt geworden.

Indem wir die Hauptpunkte des complicirten Zeugungskreises kurz hervorheben, folgen wir der sehr einleuchtenden Darstellung des letztgenannten Autors, auf dessen Originalarbeiten wir jedoch im Uebrigen verweisen müssen, da ein weiteres Eingehen auf die Thatsachen zugleich eine Schilderung der gesammten Morphologie und Entwicklung der Dicyemiden verlangen würde, die hier nicht beabsichtigt ist, sondern in den Speciellen Theil dieses Buches gehört.

Fortpflanzung und Entwicklung der Dicyemiden spielen sich hauptsächlich in der sehr umfangreichen Axialzelle ab. In dem jungen Thier, durch welches vermuthlich die Infection des Wirtsthiers (Cephalopoden) erfolgte, theilt sich der Kern der Axialzelle, wodurch deren bleibender vegetativer Kern, sowie ein kleinerer Kern entsteht, welcher sich mit einem Cytoplasmaleib umgibt und dadurch zum Kern des ersten Agameten wird (Fig. 648 *I*). Weitere, durch besondere Form der Spindeln ausgezeichnete Theilungen des letzteren liefern immer neue Agameten (Fig. 648 *I* u. *II*). Diese machen innerhalb der Axialzelle ihre Entwicklung durch, um das Mutterthier zu verlassen, wenn sie dessen Organisation erlangt haben (Fig. 648 *III*). In ihrer Axialzelle können unter gewissen, hier nicht näher zu besprechenden Bedingungen Individuen entstehen, welche die Axialzelle und somit den Körper ihres Mutterthiers nie verlassen; dadurch erhalten sie besonders günstige Ernährungsbedingungen und die Möglichkeit, eine grosse

---

1) Dies scheint auch die Auffassung von Th. Montgomery zu sein, so weit sich aus den Berichten ersehen lässt. Die Fortpflanzung im Allgemeinen betrachtet er noch unter anderen Gesichtspunkten, besonders unter dem, dass sich das neu entstehende Thier von dem unbrauchbar gewordenen alten frei macht, worauf hier nur kurz hingewiesen werden soll. Die Originalarbeiten (1906 u. 1907) waren uns leider nicht zugänglich.

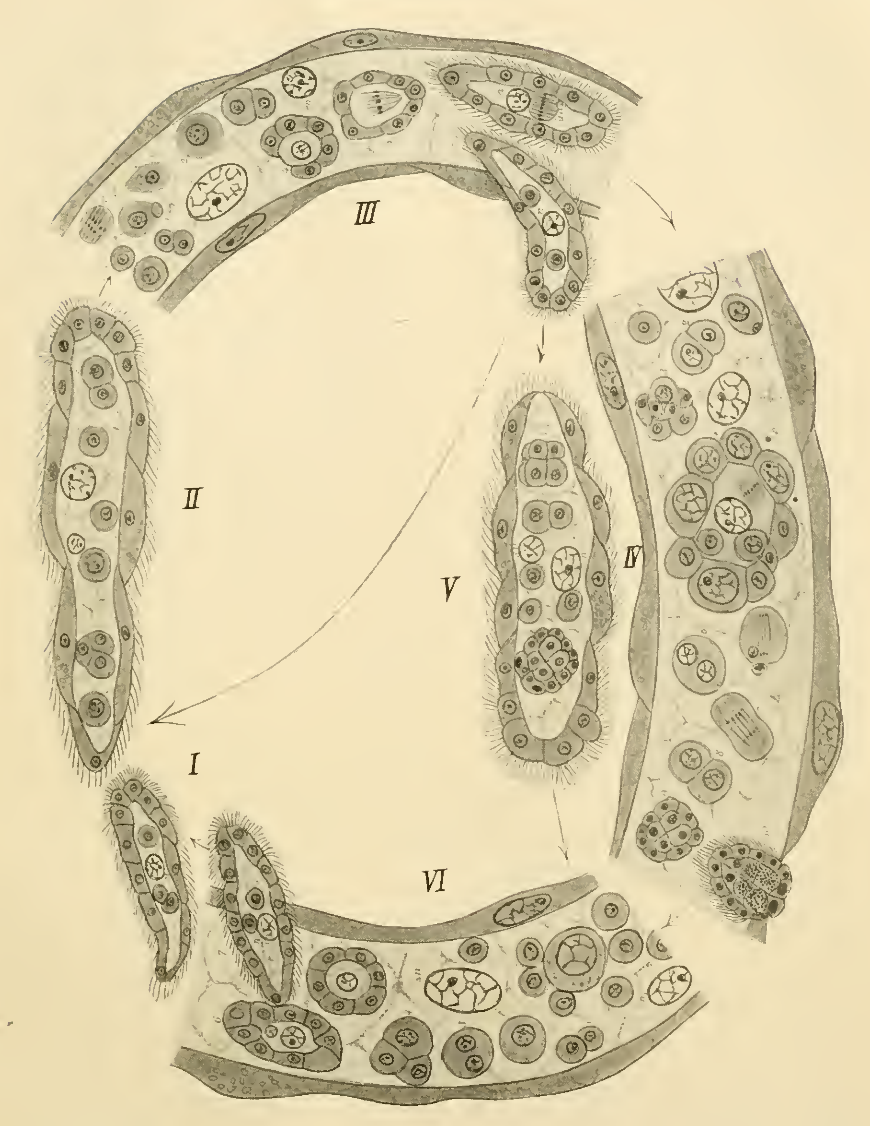


Fig. 648. Zeugungskreis der Dicyemiden in schematischer Darstellung. (Nach M. Hartmann, 1906.)

I Junges agametisches Individuum (Agamont) der ersten agametrischen Generation, das wahrscheinlich der Neuinfection eines Wirtsthieres dient.

II Aehnliches, etwas älteres Thier mit Entwicklungsstadien agametischer Individuen in der Axialzelle.

III Theil eines grossen agametischen Individuums mit den Entwicklungsstadien der späteren agametischen Individuen in der Axialzelle, eines davon im Begriffe auszutreten.

IV Theil eines grossen agametischen Individuums mit den Entwicklungsstadien der Geschlechtsgeneration in der Axialzelle (oben); in der Mitte das Weibchen mit Ausbildung seiner Zellen zu Eiern; weiter unten Reifung und Befruchtung der abgelösten Eier, sowie deren Entwicklung zu den Männchen, von denen eines im Begriff ist, den Körper des Grossmutterthieres zu verlassen (unten rechts).

Fortsetzung der Figurenerklärung siehe p. 868 oben.

V Junges agametisches Thier, dessen Agameten sich direct zu Geschlechtsthieren (Männchen) entwickeln.

VI Theil eines grossen agametischen Individuums, in dessen Axialzelle rechts die von dem erschöpften Weibchen übrig gebliebene grosse Axialzelle liegt, umgeben von losgelösten Eizellen, die befruchtet wurden und sich nun zu agametischen Individuen entwickeln (weiter links); eines davon (links oben) ist im Begriff, den Körper des Grossmutterthieres zu verlassen; es hat wahrscheinlich die Neuinfection eines Wirtsthieres zu besorgen, womit der obige Beginn des Entwicklungsgangs wieder erreicht ist.

Zahl von Keimzellen hervorzubringen (Fig. 648 *IV*). Diese sind Geschlechtszellen, denn sie zeichnen sich vor jenen Zellen, welche Agameten liefern, durch eine abweichende Form der Theilungsspindeln, sowie durch die Production von Richtungskörperchen aus (Fig. 648 *IV*). Diese Zellen werden dementsprechend auch befruchtet und ihre Entwicklung führt zur Bildung von Geschlechtsthieren (Männchen, Fig. 648 *IV*), doch können die letzteren ausnahmsweise auch direct aus den Agameten agametischer Individuen entstehen (Fig. 648 *V*). Zum Schluss gehen übrigens aus den Geschlechtszellen auch Agamonten hervor, wobei das Weibchen schliesslich der Erschöpfung verfällt und von ihm nur noch die Axialzelle übrig bleibt (Fig. 648 *VI*). Die zuletzt gebildeten Individuen (Agamonten, Fig. 648 *VI*) dürften diejenigen sein, von denen bei der Schilderung des Zeugungskreises der Dicyemiden ausgegangen wurde und welche wahrscheinlicher Weise die Neuinfection des Wirtsthieres (Cephalopoden) zu besorgen haben (Fig. 648 *VI* u. *I*). Diese Agamonten wären also im Gegensatz zu den nachfolgenden aus befruchteten Keimzellen (Eiern) entstanden.

Für die Auffassung dieses Zeugungskreises ist es vor Allem von Bedeutung, ob die agametischen Keimzellen ihren Charakter als solche von vornherein besassen oder ihn erst angenommen haben, d. h. in letzter Instanz als parthenogenetische Eier anzusehen sind, die dann anscheinend eine starke Modification erfahren hätten. Die neueren Autoren, voran M. Hartmann, stellen sich auf den ersteren Standpunkt und R. Hertwig verglich die Fortpflanzung durch Agameten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen, wie dies auch von Seiten Hartmann's auf Grund seiner genaueren Kenntniss der Dicyemiden geschah. Doch ist dabei zu bedenken, dass es sich dort um einzellige, hier aber um mehrzellige Thiere handelt und in Folge dessen auch bei den Agametocyten wie bei den Gametocyten der Gegensatz zu dem ganzen mehrzelligen Körper bestehen bleibt und sie einander nahe bringt. In beiden Fällen handelt es sich um einzellige Fortpflanzungskörper, für welche die Vermuthung, dass sie in enger Beziehung zu einander stehen möchten, trotz alledem vieles für sich hat.

Den Fortpflanzungsverhältnissen der Dicyemiden scheinen diejenigen der **Orthonectiden** im Ganzen zu entsprechen, wie aus den älteren Arbeiten von Giard, Metschnikoff und Julin, besonders aber aus den neueren Untersuchungen von Caullery, Mesnil und Lavallée zu entnehmen ist. In den vermuthlich aus bewimperten Larven hervorgegangenen sog. Plasmodien (Fig. 649 *A—C*) treten ausser den vegetativen Kernen solche auf, die sich mit einem dichteren Cytoplasmaleib umgeben und die als (agametische) Keimzellen anzusehen sind, da Reifungs- und Befruchtungsvorgänge an ihnen nicht auftreten (Fig. 649 *B C*). Sie entwickeln sich (zumeist innerhalb der Plasmodien) zu männlichen und weiblichen Thieren (Fig. 649 *C* u. C^1),

welche letztere in sich befruchtungsbedürftige, d. h. solche Keimzellen hervorbringen (Fig. 649 *D*), die nach erfolgter Richtungskörperbildung durch die in sie eingedrungenen Spermatozoen der Männchen befruchtet werden. Aus den ungemein zahlreich von den Weibchen erzeugten, befruchteten Eiern entwickeln sich die bewimperten Larven (Fig. 649 *D*, *E*), von denen oben ausgegangen wurde und von denen man annimmt, dass sie aus ihrem Wirthsthier auswandern, um einen neuen Träger aufzusuchen und dessen Infection zu bewirken (Fig. 649 *E*, *A*).

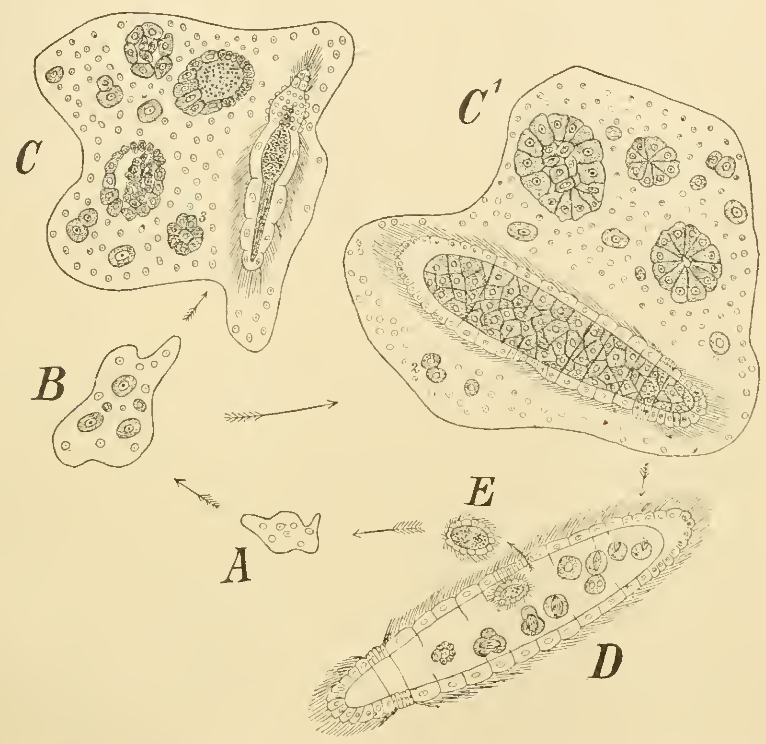


Fig. 649. Zeugungskreis von Rhopalura in schematischer Darstellung nach den Angaben von Giard, Julin, Caullery und Mesnil aus Neresheimer, 1908.

A junges Plasmodium (Agamont), *B* etwas älteres Plasmodium mit Agameten und vegetativen Kernen, *C* älteres Plasmodium mit vegetativen Kernen, Furchungsstadien und weiteren Entwicklungsstadien der Agameten, die zur Entwicklung des ebenfalls darin enthaltenen Männchens führen, C^1 Plasmodium mit Entwicklungsstadien des Weibchens und diesem selbst, *D* Weibchen mit Eiern im Stadium der Reifung, Befruchtung und Entwicklung zur Wimperlarve, *E* Wimperlarve, die sich nach Einwanderung in den neuen Wirt zum Plasmodium umwandeln wird.

Bei den Orthonectiden complicirt sich der Entwicklungsgang noch dadurch, dass die Plasmodien sehr theilungsfähig erscheinen, d. h. durch Fragmentation Stücke von sich abschnüren, die als selbstständige „Plasmodien“ lebensfähig sind und sich weiterhin auf die Weise fortpflanzen, wie es vorher dargestellt wurde. Auf dem Wege der „vegetativen Fortpflanzung“ entstandene Generationen können sich also noch zwischen die aus „Agamocyten“ und befruchteten Keimzellen hervorgegangenen Generationen einschieben.

Abgesehen von der zuletzt erwähnten „vegetativen Vermehrung" besitzen die Dicyemiden und Orthonectiden einen Generationswechsel, der in der Aufeinanderfolge solcher Generationen besteht, die sich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen, und anderer Generationen, bei denen dies durch nicht befruchtungsbedürftige Keimzellen geschieht. Ob man dieses Verhalten für besonders ursprünglich ansehen, die letzteren Keimzellen als von vornherein nicht befruchtungsfähige, ungeschlechtliche (Agamocyten) betrachten und den Generationswechsel mit Hartmann für einen primären erklären soll, hängt im Wesentlichen von der Auffassung der Dicyemiden und Orthonectiden als primitive oder durch den Parasitismus vereinfachte Formen ab. Wir vermögen uns dem Gewicht des letzteren Moments im Hinblick auf die vielen anderen Thierformen, bei denen die parasitische Lebensweise auf Organisation und Entwicklung einen ungemein weitgehenden Einfluss ausübte, nicht zu verschliessen und sind somit eher geneigt, den Generationswechsel dieser „Mesozoen" dem älteren Begriff der Heterogonie unterzuordnen, ihre vermeintlich agametischen Keimzellen somit wie diejenigen in den Sporocysten und Redien der Trematoden als Geschlechtszellen anzusehen, die im Hinblick auf die ausbleibende Befruchtung eine Veränderung in bestimmter Richtung erfuhren.

Theilung und Knospung. Um den Schwierigkeiten zu entgehen, welche sich einer Herleitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen von den bei den Protozoen obwaltenden Fortpflanzungsverhältnissen entgegenstellen, schrieb man den Organismen mit der Fähigkeit, sich fortzupflanzen, auch diejenige zu, dies auf so einfache Weise zu thun, wie es bei der Theilung geschieht. Im Zusammenhang mit der vermuthlichen Entstehung der Metazoen würde dies etwa heissen, dass eine dem Volvox ähnliche Colonie sich durch Zerlegung in gleiche oder ungleiche Theilstücke zu vermehren im Stande war, ähnlich wie wir es vom Trichoplax kennen, oder wie es Protohydra und Hydra thun. Das Vorkommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den genannten und anderen niederen Thierformen spricht dafür, dass diese Fähigkeit den Metazoen von Anfang an zukam, ohne dass sie aus den angegebenen Gründen von den Einzelligen direct übernommen zu sein braucht.

Macht man diese im Ganzen recht wahrscheinliche Annahme, so frägt es sich weiter, welche von den beiden Hauptformen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die ursprünglichere ist, die Theilung oder die Knospung? Einfacher und deshalb vielleicht auch ursprünglicher erscheint uns der Act einer Durchtheilung des Körpers ohne weitere Vorbereitung, wie er uns bei einfach organisirten Thierformen (Cölenteraten) entgegentritt, aber auch bei verhältnissmässig hoch stehenden Thieren (Plathelminthen und besonders Anneliden) noch vorhanden ist. Dass diese Art der Fortpflanzung bei den Larven, und zwar auch bei denen solcher Thierformen angetroffen wird, die eine recht hohe Stellung im System einnehmen (Bryozoen, Tunicaten) dürfte wohl kaum als ein ursprüngliches Verhalten anzusehen, sondern erst nachträglich wieder erworben sein. Immerhin beweist es die Fähigkeit des Organismus, diese Art der Fortpflanzung leicht wieder anzunehmen, wenn sie nicht mehr vorhanden war.

Von der Theilung zur Knospung eine Brücke zu schlagen, ist sehr leicht, denn ungeschlechtliche Fortpflanzungserscheinungen, deren Einordnung unter den einen oder anderen der beiden Begriffe zweifelhaft erscheint, finden sich allenthalben im Thierreich, und die Frage, ob es sich in einzelnen Fällen um Knospung oder Theilung handelt, war wiederholt bei den Poriferen und Cölenteraten, wie bei den Würmern, Bryozoen und Tunicaten aufzuwerfen. Gewiss kann hier der Einwurf erhoben werden, dass der Verlauf der entgegengesetzte gewesen sein und die Theilung von Knospungsvorgängen hergeleitet werden könne. Die bei weitem grössere Verbreitung der letzteren und ihr vollständiges Ueberwiegen in mehreren Abtheilungen (Tunicaten, Bryozoen und schliesslich auch Cölenteraten) bietet dieser Auffassung sogar manchen Anhaltspunkt. Wenn in einer grösseren Abtheilung des Thierreichs die Knospung durchaus vorherrscht, so ist es zum mindestens sehr naheliegend, die wenigen Fälle von Theilung auf sie zurückzuführen. Geschieht dies aber, so lässt sich die Knospung selbst nicht mehr durch Beschränkung der Theilung auf einen weniger umfangreichen Complex des Körpers, d. h. durch Kleinerwerden der Theilstücke erklären, sondern sie muss dann wohl unabhängig von der Theilung entstanden sein, nur frägt es sich, auf welchem Wege dies geschah.

Characteristisch für die Knospung ist die Sonderung einer wenig umfangreichen, zumeist sogar recht unansehnlichen Körperpartie, die sich allmählich zu dem neuen Individuum entwickelt. Das Zustandekommen einer derartigen Fortpflanzungsweise, unabhängig von einer anderen, hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Wenn sie aber nicht mit der Theilung im Zusammenhang stehen soll, ist zu erwägen, ob Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung vorhanden sind. Von vornherein ausgeschlossen erscheint dies nicht und im Lauf der vorstehenden Betrachtungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung mussten solche Erwägungen in der That angestellt werden.

In einer Reihe von Fällen versuchte man bei Poriferen, Cölenteraten und Bryozoen die Knospen, Gemmulae und Statoblasten auf nur wenige und wenn möglich auf nur eine Zelle zurückzuführen. WEISMANN's darauf gerichtetes Bestreben wurde, seiner Keimplasmatheorie entsprechend, von der Erwägung geleitet, dass die Determinanten für die Knospenentwicklung, welche schon bei der Embryonalentwicklung eine Sonderung erfuhren, in einer einzigen Zelle niedergelegt seien. Aus deren Theilung entsprang das Material für die Bildung der Knospe und ihre weitere Entwicklung. Nun lernten wir Fälle kennen, in welchen die Knospe nicht durch Beteiligung mehrerer Keimblätter entsteht, wie es für gewöhnlich der Fall ist, sondern (nach CHUN's Beobachtung an den Margeliden) ausschliesslich vom äusseren Blatt geliefert wird. Dieses Verhalten könnte durch eine andere, ebenfalls an Margeliden von (F. BRAEM) gemachte Beobachtung in ein neues Licht gerückt werden, indem die Knospenanlagen in der Keimbahn, d. h. an einer Stelle des Ectoderms liegen, wo bald nachher die Eier auftreten[1]). Eine Herleitung der Knospen-

1) Die Frage nach den Beziehungen der verschiedenen Formen der Monogonie unter sich und besonders zur Amphigonie erfährt soeben in einer Veröffentlichung von F. BRAEM (Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. Biol. Centralbl. vom 1. Juni 1910, Bd. 30) eine erneute Behandlung, doch konnte diese hier leider nicht mehr berücksichtigt werden. (Anmerkung bei der Korrektur.)

anlagen von Keimzellen und damit die Zurückführung auf eine Zelle liegt also in diesem Fall sehr nahe. Es würde sich also hierbei eine ganz directe Beziehung zwischen der Knospung und geschlechtlichen Fortpflanzung ergeben. Ob die Beobachtung freilich nach dieser Richtung gedeutet und eine so weit gehende Schlussfolgerung daraus gezogen werden darf, erscheint zunächst noch fraglich, immerhin ermuthigt sie dazu, auf diesem Wege fortzuschreiten, der vielleicht noch weitere Aufklärungen über die Beziehungen zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung erwarten lässt.

Gewiss wird man sich das Zustandekommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht so zu denken haben, dass die Knospung auf dem Wege der Amphigonie entstand und dann die anderen Formen der Monogonie aus ihr hervorgingen. Die Entstehung der Knospung im Zusammenhang mit der Amphigonie kann einer der Wege für das Zustandekommen der Monogonie gewesen sein, aber gewiss ist sie ebensowenig nur auf diesem, wie ausschliesslich auf einem anderen Wege, d. h. nur als Knospung oder nur als Theilung entstanden, vielmehr ist es als wahrscheinlich anzusehen, dass die uns von den verschiedenen Thierformen bekannten Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht alle auseinander hervorgegangen, sondern auf verschiedene Weise entstanden sind. Dass die Knospung der Tunicaten nicht auf die der Bryozoen oder Cölenteraten und die Theilung der Anneliden nicht auf diejenige der Hydroiden oder Actinien ohne weiteres bezogen werden kann, braucht kaum erwähnt zu werden. Ob nun früher zwischen diesen verschiedenen Fortpflanzungsarten Verbindungsbrücken vorhanden waren oder ob sie ganz unabhängig von einander entstanden sind, lässt sich nicht mehr entscheiden, und dies um so weniger, als selbst innerhalb grösserer Abtheilungen, wie z. B. der Cölenteraten, bereits dieselbe Schwierigkeit vorliegt.

Die Entscheidung der Frage, ob die Theilungs- und Knospungsvorgänge, nicht nur innerhalb dieser grossen Abtheilung des Thierreichs, sondern sogar im Bereich einer kleineren Gruppe, z. B. bei den Actinien oder bei den Hydroidpolypen, auf einander zurückzuführen oder unabhängig von einander entstanden sind, ist durchaus nicht ohne weiteres zu treffen, sondern erscheint im Gegentheil recht zweifelhaft, wie sich aus den bei Besprechung der Cölenteraten angestellten Erörterungen ergab. Bei den Cölenteraten finden wir die Erscheinung, dass ein und dasselbe Thier (Hydra, Gonactinia) sich sowohl durch Theilung, wie durch Knospung fortzupflanzen vermag; die Bryozoen vermehren sich durch Knospung, doch erzeugen die Individuen, welche dies thun, im Innern gleichzeitig Statoblasten oder ihre Larven haben die Fähigkeit, Theilstücke von sich abzuschnüren; auch bei den Tunicaten (Distaplia, Doliolum) sieht man durch Knospung entstandene Zoide sich auf dem Wege der Theilung vermehren. Die Möglichkeit ist vorhanden, ja die Wahrscheinlichkeit spricht sogar dafür, dass die verschiedenartigen Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei nahe verwandten Thieren aus einander hervorgingen, doch sind wir nicht in der Lage, es mit Sicherheit festzustellen. Man wird am besten annehmen, dass die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung vorhanden war und dann ihre Ausbildung nach verschiedener Richtung erlangte, sei es nun, dass dies innerhalb einer kleineren oder

grösseren Thiergruppe oder parallel gehend mit der phylogenetischen Entwicklung des Thierreichs in dessen grösseren Abtheilungen geschah.

Wenn Thiere, welche die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung besitzen, zur Festsetzung kommen, wie es bei vielen Cölenteraten, Bryozoen und Tunicaten der Fall ist, so erreicht vor Allem die Knospung die weitgehendste Ausbildung. Man wird also nicht sagen können, dass die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch die festsitzende Lebensweise erlangt wurde, sondern sie nahm nur in Verbindung damit einen grösseren Umfang an, da es sich für solche Thiere besonders vortheilhaft erwies, zu individuenreichen Gruppen vereinigt zu bleiben, d. h. Stöcke zu bilden. War die Fähigkeit zur Monogonie in dieser extremen Weise ausgebildet, so ist es sehr begreiflich, dass sie auch dann erhalten blieb, wenn die Thiere wieder zum freien Leben übergingen. Unter den Tunicaten dürften die Pyrosomen und Salpen hierfür geeignete Beispiele bieten, bei denen die Knospung auch im freilebenden Zustand eine so grosse Rolle spielt. Wie vorher erwähnt wurde, können die Tunicaten (in einem freilich recht beschränkten Masse) die Fähigkeit zur Theilung besitzen, und in dieser Beziehung ist sowohl die Möglichkeit vorhanden, dass sie sich aus jener Form der Monogonie herausbildete oder aber auf die ursprünglich vorhandene Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung zurückgeht.

Als auffallend muss es bezeichnet werden, dass in manchen Abtheilungen des Thierreichs die Fähigkeit zur Monogonie (in mehr oder weniger weitgehendem Masse) vorhanden ist, während sie bei verhältnissmässig nahe stehenden Formen so gut wie gar keine Rolle spielt oder überhaupt gänzlich fehlt, wie es z. B. für die Plathelminthen und Anneliden auf der einen Seite, für die Nemertinen, Rotatorien, Nematoden und Acanthocephalen auf der anderen Seite gilt. Für sie ist wohl anzunehmen, dass die Art ihrer Organisation oder vielleicht ihrer Lebensweise, die Fähigkeit zur Monogonie zurückgedrängt und schliesslich unmöglich gemacht hat.

In den vorstehenden Betrachtungen über die Beziehungen der verschiedenen Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unter einander und ihre vermuthliche Entstehungsweise ist ein Moment unberücksichtigt geblieben, welches gerade bei den neueren Erklärungsversuchen eine wichtige Rolle gespielt hat, nämlich das **Zustandekommen einer Vermehrung auf dem Wege der Regeneration.** Bei einem so tief eingreifenden Vorgang, wie ihn die Durchtheilung des Körpers, z. B. bei Turbellarien oder Anneliden darstellt, wird eine Anzahl von Organsystemen und eine beträchtliche Partie des Körpers in Mitleidenschaft gezogen, zu deren Wiederherstellung unter Umständen recht weitgehende Umlagerungen und Neubildungen nothwendig sind. Diese Vorgänge zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit denjenigen, welche nach künstlicher Zertheilung oder natürlichem Zerfall des Wurmkörpers in Theilstücke beobachtet werden. Von dem letzteren ist man nun bei jenen Deutungsversuchen ausgegangen, die sich vor Allem auf die Namen von Kennel, A. Lang und Weismann stützen.

Wenn man sieht, wie gewisse Thiere (Turbellarien, Anneliden, Echinodermen) befähigt sind, spontan, d. h. auf äussere Anreizung hin, in eine Anzahl von Theilstücken zu zerfallen und diese in der Lage sind, die verloren gegangenen Theile zu ersetzen, um sich dadurch

zu vollständigen Thieren zu ergänzen, so liegt es ungemein nahe, diese sog. Augmentation oder Autotomie zu jenen Fortpflanzungserscheinungen in Beziehung zu bringen, wie wir sie als Architomie in denselben Abtheilungen des Thierreichs und bei den Cölenteraten (Hydroiden, Anthozoen) kennen lernten. Die Autotomie, d. h. die Erscheinung, dass einzelne Körpertheile abgeworfen und wieder ersetzt werden, ist sehr verbreitet und es sich lässt denken, dass aus ihr jene bei einzelnen und besonders bei den oben genannten Thierformen auftretende Augmentation hervorging. Dementsprechend hat man diese von den eigentlichen Fortpflanzungsvorgängen (eben als „Augmentation" gegenüber der „Propagation") geschieden (v. Kennel), aber von ihr bis zu der anscheinend weniger durch äussere Reize, als durch innere Factoren veranlassten wirklichen Fortpflanzung durch Theilung (Architomie) scheint nur ein Schritt zu sein. Wenn die letztere verzögert wird und die Regenerationsvorgänge, die sich sonst erst später vollziehen, bereits vor der Lostrennung ihren Anfang nehmen, so geht die Architomie in eine Paratomie über und die Hinüberleitung zu zweifellosen Fortpflanzungserscheinungen ist damit gegeben. Inwiefern dabei nach der besonders von Weismann vertretenen Annahme Anpassungserscheinungen in Betracht kommen und bei dem Uebergang der Autotomie und Augmentation zu propagatorischen Vorgängen eine Rolle spielen, soll hier nicht untersucht werden, zumal auf diese Dinge im Capitel über Regeneration noch eingegangen werden muss.

Gegen die Erklärung vom Zustandekommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf Grund des weitgehenden Regenerationsvermögens der betreffenden Thierformen sind schwerwiegende Bedenken geltend gemacht worden, die besonders davon ausgehen, dass Reihen wie die bei Anneliden von der Autotomie und Augmentation zur Architomie und Paratomie führenden sich zwar leicht zusammenstellen lassen, aber in Wirklichkeit nicht als Ausdruck einer phylogenetischen Entwicklung anzusehen sind (Seeliger, Morgan). Dass die einzelnen Glieder dieser Reihen etwas mit einander zu thun hätten, wird für höchst zweifelhaft gehalten und bestritten. Zwar soll die Uebereinstimmung der regenerativen Processe bei Autotomie und Monogonie nicht in Abrede gestellt werden, auch ist zuzugeben, dass sie eine Steigerung erfahren können und das Regenerationsvermögen unter Umständen ein sehr weitgehendes wird. Dass es jedoch so weit gesteigert werden könnte, bis es zur Vervollständigung des vom Körper abgelösten Theils zu einem ganzen Thier führt, wird für unwahrscheinlich erklärt. Wohl liesse sich annehmen, um bei dem oben gewählten Beispiel zu bleiben, dass vom Annelidenkörper die Möglichkeit einer Neubildung der Schwanzspitze oder auch eines beträchtlichen Hinterendes erlangt würde und derselbe Vorgang ebenfalls am Vorderende stattfände, dass aber die Fähigkeit zur Neubildung sowohl des Hinter- wie des Vorderendes sich entwickelt und zur Bildung vollständiger Thiere (durch Theilung) geführt haben solle, wird für unwahrscheinlich erklärt. Dadurch würden dann auch jene Reihen ihre Basis verlieren und somit hinfällig werden, wenn ihnen überhaupt, d. h. auch in ihren höheren Gliedern, irgend ein Zusammenhang zuerkannt werden könne.

Hierzu würde allerdings zu bemerken sein, dass Regeneration sowohl des Vorder- wie des Hinterendes am gleichen Theilstück als Folge künstlicher Zerlegung des Körpers bei Anneliden eine bekannte, wenn

auch nicht häufige Erscheinung ist, wie sie von anderen Würmern ebenfalls (Turbellarien) festgestellt wurde. Dass nach spontanem Zerfall in Theilstücke das Gleiche eintreten kann (Lumbriculus, Ctenodrilus), erscheint dann weniger überraschend. Ob man nun von den Erscheinungen der Autotomie und Augmentation zu denen der Architomie und Paratomie eine Verbindungsbrücke schlagen will oder dies für unmöglich hält, ist mehr oder weniger Ansichtssache, denn zu beweisen wird der Zusammenhang schwerlich sein.

Für die Erklärung der Monogonie unter Zuhilfenahme von Regenerationsvorgängen erwiesen sich die Würmer als besonders geeigneter Stützpunkt; überträgt man diese Anschauungen auf andere Gruppen des Thierreichs, etwa auf die Cölenteraten, so findet man auch bei ihnen eine Abschnürung von Theilstücken, denen wichtige Theile des Körpers fehlen. Diese Theilstücke können ebensowohl des Vorder- wie des Hinterendes entbehren, abgesehen davon, dass sie überhaupt eine sehr geringe Differenzirung aufweisen. Vom Körper abgelöst, bringen sie das Peristomfeld mit der Mundöffnung, sowie das Fussblatt zur Ausbildung und ergänzen sich dadurch zu einem vollständigen Thier. Gewiss könnte man versucht sein, derartige Vorgänge für ursprüngliche anzusehen und unter Zuhilfenahme des gerade auch bei diesen Thieren stark entwickelten Regenerationsvermögens von ihnen die Theilungsvorgänge abzuleiten, ähnlich wie es bei den Anneliden geschah. Jedoch erscheint hier ein solcher Versuch von vornherein nicht besonders aussichtsreich, und man wird weit eher geneigt sein, die betreffenden (Fragmentations-, Lazerations- und Frustulations-) Vorgänge als Modification von Theilungs- und Knospungserscheinungen aufzufassen, wie dies auch bei ihrer speciellen Behandlung geschah. Die Bedeutung der Regeneration würde also auch hier, wie es für andere Thierformen vermutet wurde, an zweite Stelle rücken.

Bisher war hauptsächlich von den Beziehungen der verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unter einander und ihrer Entstehung die Rede, doch sind auch jene Vorgänge von allgemeiner Bedeutung, welche sich als Folgeerscheinungen der monogenetischen Zeugung in den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs herausbilden. Geht man dabei von der Theilung aus, so sieht man zunächst die beiden in Folge der Archi- oder Paratomie entstandenen Theilstücke in entsprechender Ausbildung zu Stande kommen, wie wir es bei der Theilung der Hydren und Actinien, der Turbellarien und Anneliden kennen lernten. Die Theilstücke gleichen einander und verhalten sich sowohl ihrer Gestalt nach, wie in ihrer Fortpflanzung ganz entsprechend, d. h. sie pflanzen sich auf geschlechtlichem Wege fort, wenn sie nicht etwa selbst wieder die Fähigkeit zur Monogonie besitzen. Jedoch ist eine solche Uebereinstimmung nicht immer vorhanden, vielmehr tritt schon bald die Tendenz hervor, dass die durch Theilung entstandenen Individuen sich in bestimmter Weise differenziren, indem sie die Hervorbringung der Geschlechtsproducte übernehmen, während andere Individuen vorwiegend oder ausschliesslich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung obliegen. Es ist erklärlich, dass dadurch auch eine morphologische Verschiedenheit der beiderlei Individuen zur Herausbildung kommen muss, und indem jetzt auf verschiedenem Wege sich fortpflanzende, wie auch

morphologisch mehr oder weniger differente Individuen vorhanden sind, spricht man von einem **Generationswechsel.**

Zuweilen, wie bei den rhabdocölen Turbellarien oder limicolen Oligochäten, sieht man eine ganze Anzahl ungeschlechtlicher Generationen auf einander folgen, worauf dann erst unter dem Einfluss äusserer Verhältnisse die geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Indem hier in der That eine Reihe monogenetischer Generationen und erst auf diese die Geschlechtsgeneration folgt, kann man dieses Verhalten gewiss als Generationswechsel bezeichnen, doch ist ein Unterschied der monogenetischen und amphigonetischen Generationen kaum vorhanden, auch können die ersteren unter Umständen, d. h. bei geänderten äusseren Bedingungen, zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen.

Deutlicher tritt der Generationswechsel dann hervor, wenn von den sich durch Theilung vermehrenden Individuen eines zu diesem Zweck besonders ausgestaltet erscheint und die andern sich von ihm als Gonozoide ablösen. Diese Geschlechtsindividuen zeigen dann ebenfalls eine besondere, für ihre Lebensweise geeignete Organisation. Zumeist handelt es sich dabei, wie bei den polychäten Anneliden (Syllideen), um die Ausstattung nach der Richtung einer freieren Beweglichkeit, die eine bessere Verbreitung der Geschlechtsproducte verbürgt, während sie bei der monogonetischen Generation nicht in gleicher Weise vorhanden und nöthig ist.

Diese Verschiedenheit der durch Theilung aus einander hervorgehenden Individuen ist in ganz ähnlicher Weise bei der Strobila der Scyphomedusen vorhanden, die ebenfalls wie jene Annelidenketten aus einer Reihe hinter einander liegender Individuen besteht und von der sich die Medusen als Gonozoide ablösen. Diese besitzen auch hier eine für die frei schwimmende Lebensweise und die Verbreitung der Geschlechtsproducte geeignete Organisation, während der Scyphopolyp, von dem sie ausgingen und der zuletzt zurückbleibt, einen weit einfacheren Bau zeigt und an seine Unterlage gefesselt ist.

Auffallend erscheint es bei den zuletzt genannten Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, dass die durch Theilung aus einander hervorgegangenen Individuen eine verschiedene Gestalt und Organisation besitzen, d. h. dass die bei einer andersartigen Lebensweise erworbenen Eigenthümlichkeiten so weit zurück verlegt wurden und bereits beim Theilungsact zum Ausdruck kommen, wenn beiderlei Individuen noch fest mit einander verbunden sind. In noch weit höherem Masse bildet sich eine Verschiedenheit der auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuen bei der Knospung heraus. Hier steht sie im engen Zusammenhang mit der **Coloniebildung** und der in den Colonien eintretenden Arbeitstheilung.

Nicht immer führt die Knospung zur Bildung von Stöcken, wir dürfen an das bekannte, bei Besprechung der Cölenteratenknospung an den Anfang gestellte Beispiel der Hydra erinnern, doch giebt es auch sonst bei den Cölenteraten, wie bei den Bryozoen und Tunicaten viele Fälle, in welchen die durch Knospung entstandenen Individuen zur Ablösung und zeitweiligem oder dauerndem freien Leben gelangen. Weit häufiger aber bleiben die auf dem Wege der Knospung erzeugten Zoide mit einander und mit dem Mutterthier vereinigt, wodurch es dann eben zur Stockbildung kommt.

Nur ausnahmsweise ist diese das Ergebniss von Theilungserscheinungen, wenigstens sind die Ketten der Turbellarien und Anneliden, ebenso wie die Strobilae der Scyphomedusen, nur vorübergehender Natur. Es ist ohne Weiteres verständlich, dass die reihenweise Anordnung direct hinter einander liegender Individuen für eine dauernde Vereinigung weit weniger geeignet erscheint, als die Coloniebildung durch laterale Knospung, bei welcher für die Ausbreitung der Zoide die verschiedenen Richtungen des Raumes zur Verfügung stehen und vor Allem die Mundöffnung mit den sie umgebenden, nahrungszuführenden Organen die nöthige Freiheit gewinnt (Hydroidpolypen, Anthozoen, Bryozoen). Wenn bei Theilungsvorgängen der Versuch zu einer weniger rasch vorübergehenden oder sogar dauernden Stockbildung gemacht wird, so erfolgt diese unter dem Bilde einer lateralen Knospung und musste sogar als solche bezeichnet werden, obwohl diese eigenartige Fortpflanzungsweise der Anneliden von deren Theilung abzuleiten sein dürfte (vgl. p. 623).

Mit der Stockbildung der Hydroidpolypen, Siphonophoren, Anthozoen, Bryozoen und Tunicaten ist die Tendenz zu einem **Polymorphismus** verbunden, der in vielen Fällen allerdings nur wenig hervortritt, in anderen jedoch zu einer weit gehenden Umgestaltung der Individuen führt. In welcher Weise diese erfolgt, kann hier nicht von Neuem besprochen werden, da sie von den besonderen Organisationsverhältnissen der betreffenden Thiere abhängt, es sei nur an die Wehr- und Schutzpolypen, Spiralzoide und Nematophoren der Hydroidpolypen, die Taster, Luft- und Schwimmglocken der Siphonophoren, die Avicularien und Vibracularien der Bryozoen, endlich an die Pflegethiere der Tunicaten erinnert. Bei ihnen handelt es sich um Individuen der Colonie, welche zur Ausübung verschiedener Verrichtungen (Ernährung, Schutz, Vertheidigung, Ortsbewegung etc.) in besonderer Weise umgestaltet wurden; es kommen dann aber vor allen Dingen die noch nicht erwähnten Individuen hinzu, welche die Geschlechtsfunction übernommen haben.

Dass die geschlechtliche Fortpflanzung auf besondere Individuen übertragen werden kann und diese dann eine dafür geeignete Organisation erlangen, wurde für die Fortpflanzung durch Theilung bereits erwähnt, aber auch diese Einrichtung kommt in höherem Masse bei der Knospung und Stockbildung zur Geltung, wie aus der sehr verschiedenartigen Ausbildung der Gonanthen, Medusen und Gonophoren bei Hydroidpolyen und Siphonophoren, der Oöcien bei den Bryozoen, sowie der Gonozoide bei den Salpen und Dolioliden zu entnehmen ist. Damit sind wir wieder beim Generationswechsel angelangt.

Wie der Generationswechsel bei Cölenteraten (Anthozoen und Scyphomedusen), Plathelminthen und Anneliden als Folge von Theilungserscheinungen auftreten kann, ist dies also, und zwar in noch grösserer Verbreitung, nach Knospung der Fall. Abgesehen von den bei Scyphomedusen obwaltenden Verhältnissen, ist die morphologische Verschiedenheit der Geschlechtsindividuen zumeist eine noch weitergehende und kann zu so bedeutenden Umgestaltungen Anlass geben, dass es unter Umständen schwierig erscheint, die Organisation der Gonozoide auf die der übrigen Zoide des Stockes zurückzuführen. Auf besondere Beispiele, wie sie die Medusen und Gonophoren der Hydroiden oder die Oöcien der Bryozoen bieten, braucht kaum hingewiesen zu werden. Ausserdem aber können offen-

bar die Gonozoide selbst wieder Abänderungen nach anderen Richtungen erfahren und eine von ihrer eigentlichen Function abweichende Verwendung in dem polymorphen Thierstock finden, wie man dies von den Luft- und Schwimmglocken der Siphonophoren annehmen möchte. Wenn diese Auffassung richtig ist, so würde ein Theil der Gonozoide die Geschlechtsfunction wieder aufgeben und dadurch zu sterilen Individuen werden, welche dann nur noch die ihnen vorher schon zukommende Function der Lokomotion haben und diese im Interesse der Colonie ausüben.

Die Auffassung, dass es sich wirklich um einen Generationswechsel handelt, begegnete bei manchen, und zwar ganz verschiedenartigen, Thierformen insofern gewissen Zweifeln, als auch das durch Monogonie sich fortpflanzende „Mutterthier" schliesslich noch zur Amphigonie übergehen oder doch Geschlechtsproducte in sich erzeugen konnte. Ersteres gilt z. B. für die Anneliden, bei denen das Stammthier nach Hervorbringung mehrerer Gonozoide ausnahmsweise noch geschlechtsreif wird (so bei den Syllideen Autolytus und Proceraea), während es bei den Hydrozoen, wie bei Bryozoen und Tunicaten kein seltenes Vorkommniss ist, dass die Keimzellen vom Stammthier hervorgebracht, dann aber activ wandernd oder in Folge von Umgestaltungs- und Wachsthumsvorgängen an die auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten Individuen abgegeben werden.

Die Wanderung der Keimzellen bei den Hydroidpolypen von der Keim- nach der Reifungsstätte, d. h. vom Stamm oder Gonanthen her bis an die Stelle der späteren Gonaden im Medusen- oder Gonophorenkörper ist eine bekannte Erscheinung. Bei den Bryozoen können die Keimzellen bereits in dem betreffenden Zweig vorhanden sein, ehe noch das Zoid, das sie aufnehmen und zur Reife bringen soll, selbst entwickelt ist. Ist letzteres geschehen, so treten sie hinein und dieses Individuum wird dadurch zum Gonozoid (Gonoecium, Ooecium, Ovicelle). Auch können die Eier von den eigentlichen Gonozoiden an andere Individuen abgegeben werden, die dann zwar als Geschlechtsindividuen erscheinen, es aber doch in Wirklichkeit nicht sind, sondern nur mehr Pflegethiere darstellen, wenn sie auch wie jene anderen (bei den Bryozoen) als Oöcien oder Ovicellen angesprochen werden.

Bei den Ascidien lernten wir ebenfalls Fälle kennen, in denen die Keimzellen nicht von denjenigen Individuen erzeugt werden, in welchen sie später zur Reife kommen, sondern erst an diese abgegeben wurden, und Aehnliches gilt schliesslich, wenn auch in etwas anderer Weise, für die Salpen, indem bei ihnen die Genitalanlage vom Mutterthier auf die Blastozoide übergeht.

In den genannten Fällen sind also die auf ungeschlechtlichem Wege sich vermehrenden Individuen zugleich auch diejenigen, welche die Keimzellen hervorbringen, während die anderen sie nur aufzunehmen und weiter auszubilden haben. Der vermeintliche Generationswechsel würde also gar kein solcher sein, da die als Geschlechtsthiere angesehenen Individuen in Wirklichkeit steril und nur für die Ausreifung bezw. Weiterentwicklung der Keimzellen bestimmt sind. Insofern die Uebernahme der Keimzellen jedoch schon ausserordentlich früh und gleichzeitig mit der erst beginnenden Entwicklung dieser Individuen zu erfolgen pflegt und die letzteren bei nahestehenden Formen die Geschlechtsproducte

in sich erzeugen, also wirkliche Gonozide sind, wird man die bisherige Anschauungsweise nicht aufzugeben brauchen und auch in jenen, vom theoretischen Standpunkt etwas zweifelhaften Fällen von einem Generationswechsel sprechen dürfen.

Eine Frage, welche für die Auffassung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt von besonderer Wichtigkeit erscheint, ist die nach der **Uebereinstimmung oder Verschiedenheit der Entwicklungsvorgänge bei Mono- und Amphigonie.** Derartige Verschiedenheiten treten mit der zunehmenden Organisationshöhe der Thiere mehr hervor, und so werden sie hauptsächlich bei der Knospung der Bryozoen und Tunicaten gefunden, sind aber auch schon bei niederstehenden Thierformen, wie den Plathelminthen und Anneliden, vorhanden. Uebrigens ist anzunehmen, dass beim genaueren Verfolgen dieser verhältnissmässig wenig studirten Erscheinungen auch bei den einfacher organisirten Thierformen, d. h. bei den durch besonders starkes Hinneigen zur Monogonie ausgezeichneten Cölenteraten, weitere Abweichungen von der Embryonalentwicklung noch aufgefunden werden.

Beim Theilungsvorgang der rhabdocölen Turbellarien entstehen Pharynx und Gehirn aus dem Parenchym, während sie bei der Embryonalentwicklung durch Einstülpung oder Verdickung des Ectoderms gebildet werden, und ebenso abweichend von der Ontogenie verläuft bei der Anneliden-Theilung die Entwicklung des Vorder- und Enddarms, welche beim Embryo als Ectodermeinstülpungen entstehen, bei der Theilung jedoch im Wesentlichen vom Mitteldarm aus, d. h. also von entodermalen Partien gebildet werden.

Bei der Knospung der Bryozoen erweist sich das äussere Blatt als besonders bildungsfähig, und solche Organe oder Organtheile, wie der Mitteldarm (Magen- und Blinddarm), welche in der Embryonalentwicklung vom Entoderm geliefert werden, entstehen in der Knospe vom Ectoderm aus. Noch viel abweichender gestalten sich die Entwicklungsvorgänge bei der Tunicatenknospung. Bei ihr lässt sich kaum daran zweifeln, dass das in der Embryonalentwicklung ectodermale Nervensystem vom Entoderm herrühren kann (Ascidien), wie dieses auch die Peribranchialsäcke zu liefern vermag, obwohl sie beim Embryo ebenfalls ectodermaler Natur sind. Das innere Knospenblatt der Botrylliden, welches seiner Lage nach, wie in seinen Beziehungen zu den übrigen Knospentheilen und im Vergleich mit den Verhältnissen anderer Ascidien ohne Zweifel als Entoderm anzusprechen wäre, entsteht dennoch von einer ectodermalen Schicht, nämlich vom Peribranchialepithel des Oozoids.

Die Beispiele liessen sich weiter vermehren, doch wird dies nicht nöthig sein, jedoch muss hinzugefügt werden, dass die betreffenden Organsysteme auch noch andere Entstehungsweisen haben können, das Nervensystem der Ascidien z. B. auch auf das Mesoderm zurückgeführt wird. Andererseits soll das Nervensystem aber auch bei der Knospung wie bei der Embryonalentwicklung der Tunicaten vom äusseren Blatt geliefert werden. Wie Differenzen von der letzteren vorhanden sind, und zwar solche recht verschiedenartiger Natur, so so kann doch auch wieder eine grosse Uebereinstimmung dieser Entwicklungsvorgänge bestehen.

Die Richtigkeit der zum Theil kaum zu bezweifelnden und wiederholt bestätigten Beobachtungen vorausgesetzt, weist dieses Verhalten auf eine ziemliche Regellosigkeit der mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung stehenden Entwicklungsvorgänge hin, jedenfalls aber kann ihre Verschiedenheit von der Embryonalentwicklung nicht zweifelhaft sein. Die Gründe für dieses Verhalten können in verschiedener Richtung gesucht werden.

Entweder bestehen die Gesetze für die Herkunft der Organe überhaupt nicht in der von der Keimblätterlehre vorgeschriebenen Weise und gelten dann ebensowenig für die ungeschlechtliche Fortpflanzung wie für die Embryonalentwicklung, oder es hat bei der ersteren mit der Aenderung der Bedingungen auch eine solche der Entwicklungsvorgänge selbst stattgefunden. Dafür lassen sich mancherlei Gründe anführen, vor Allem der, dass der Ausgangspunkt für die Entwicklung bei der Monogonie ein ganz anderer ist wie bei der Amphigonie. Bei dieser ist es stets eine Zelle, die befruchtete oder unbefruchtete Eizelle, von welcher die Entwicklungsvorgänge ausgehen, während bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ein mehr oder weniger umfangreicher Theil des Körpers, zum mindesten aber ein Zellencomplex zu Grunde liegt. Wo bei Monogonie von der Zurückführung des Organismus auf nur eine Zelle die Rede war, ist dies vorläufig noch etwas zweifelhafter Natur und bedarf jedenfalls der genaueren Feststellung.

Bei der Theilung handelt es sich zumeist um solche Partien des Körpers, welche bei verhältnissmässig ansehnlichem Umfang bereits einen beträchtlichen Theil der Organisation aufweisen und das Fehlende durch Neubildung ergänzen. Nun verlaufen aber die Regenerationsvorgänge ebenfalls nicht selten in einer von der Embryonalentwicklung abweichenden Weise (vgl. das folgende Capitel Regeneration), so dass es kaum überraschen kann, wenn das gleiche Verhalten auch bei den in Verbindung mit Regenerationsprocessen verlaufenden Theilungsvorgängen stattfindet. Im einen wie im anderen Falle besteht offenbar die Möglichkeit, das für die Neubildungen nöthige Material ohne besondere Rücksicht auf seine Herkunft so zu verwenden, wie es sich am geeignetsten darbietet.

Eine directe Uebernahme von Organen oder Organanlagen kann auch bei der Knospung stattfinden, wie die Stolonenknospung der Tunicaten, besonders der Salpen und Dolioliden, zeigt, aber schon bei den Ascidien stellt sich die junge Knospe in weit einfacherer Weise als Ausstülpung der Körperwand dar. Wenn diese zwar aus zwei bis drei Schichten besteht, und ähnliche Verhältnisse auch bei den Bryozoen und Cölenteraten obwalten, so lässt sich hier nicht mehr von einer directen Uebertragung der Organe reden, da es wenigstens zur Zeit nicht möglich ist, die Organanlagen als solche in der jungen Knospe festzustellen. Immerhin ist der Ausgangspunkt auch dann noch ein ganz anderer wie bei der Embryonalentwicklung, da sich eben die Knospe (mit ganz seltenen Ausnahmen) aus mehreren Körperschichten zusammensetzt.

Vergleicht man die Anfänge der Knospenentwicklung mit der Eientwicklung, so fallen bei jener wichtige Bildungsvorgänge, wie die Furchung und Keimblätterbildung, von vorn herein aus. Die Annahme, dass dies auf den Verlauf der Entwicklung verändernd eingewirkt haben könnte, ist sehr naheliegend, zumal bei denjenigen

knospenden Thieren, die in der Ontogenie eine Metamorphose durchlaufen (Hydroiden, Siphonophoren, Scyphomedusen, Anthozoen, Bryozoen, Tunicaten), die indirecte zu Gunsten einer directen Entwicklung aufgegeben wurde. Dass durch Alles dies die Organbildung eine Beeinflussung und Vereinfachung erfuhr, ist sehr wahrscheinlich.

Hier drängt sich nun von Neuem die schon vorher kurz berührte Frage auf, wie in den bei weitem häufigsten Fällen, in welchen die jungen Knospen wahrnehmbare Organanlagen nicht erkennen lassen, diese in ihnen enthalten sind. Die Frage, wo sie in den noch wenig differenzirten Knospen niedergelegt und wie sie in die Knospenanlagen hinein gelangt sind, lässt sich vorläufig nicht beantworten. In gewissen Fällen, wie bei frühzeitig beginnender Knospung oder geringem Umfang der knospenden Individuen lässt es sich denken, dass von der Embryonalentwicklung herrührendes, undifferenzirtes Material für die Knospenanlagen Verwendung findet. Bei völlig ausgebildeten und besonders solchen Thieren, welche sich fortgesetzt durch Knospung vermehren und umfangreiche Stöcke bilden, bereitet diese Vorstellung grössere Schwierigkeiten. Weismann sucht ihnen auf Grund seiner Determinantenlehre damit zu begegnen, dass er ein besonderes, für die Knospen bestimmtes Keimplasma sich bereits sehr früh abspalten und so lange unthätig verharren lässt, bis es unter gewissen äusseren oder inneren Einflüssen activ wird und zur Bildung von Knospen Veranlassung giebt. Jedenfalls müssen die Zellen, welche in die Bildung der Knospe eintreten und damit die Entwicklung eines neuen Organismus hervorrufen, in besonderer Weise vor den somatischen Körperzellen ausgezeichnet sein, von welchen letzteren im Allgemeinen nicht anzunehmen ist, dass sie zu einer derartigen Leistung befähigt sind. Diese Frage steht im engsten Zusammenhang mit derjenigen nach dem Zustandekommen der Knospung überhaupt und ihre Beantwortung wird eine andere sein, je nachdem man annimmt, ob die Knospung von Theilungsvorgängen ausgegangen oder für sich entstanden ist. Damit werden wir aber zu den Beziehungen der verschiedenen monogenetischen Fortpflanzungsarten unter sich und zur Entstehung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zurückgeführt, welche Frage bereits am Anfang dieses Abschnitts behandelt wurde.

Litteratur.

Bezüglich der älteren und der hier nicht besonders angeführten Litteratur sei auf die betreffenden Abschnitte des Speciellen Theils dieses Lehrbuches verwiesen.

Allgemeines über ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Bock, M. v. *Ueber die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. 31. Bd. 1897.*
Bühler, A. *Alter und Tod. Eine Theorie der Befruchtung. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.*
Caullery, M. et F. Mesnil. *Recherches sur les Orthonectides. Arch. d'Anat. micr. T. 4. 1901.*
— **et A. Lavallée.** *La fécondation et le développement de l'oeuf des Orthonectides. Arch. Zool. expér. gén. (4). T. 8. 1908.*
Doflein, F. *Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena 1909.*
Garbowski, T. *Morphogenetische Studien (Trichoplax). Jena 1903.*
Giard, A. *L'autotomie dans la série animale. Revue scient. T. 39. Paris 1887.*
Giglio-Tos, E. *Les problèmes de la vie. III. La fécondation et l'hérédité. Cagliari 1905.*

Hartmann, M. *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, ihre Neubenennung und Eintheilung, erläutert an Protozoen, Volvocinecn und Dicyemiden. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.*
— *Tod und Fortpflanzung. München 1906.*
— *Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Acad. roy. Belgique. (4). T. 1. 1906.*
Haeckel, E. *Generelle Morphologie II. Berlin 1866.*
Hertwig, O. *Allgemeine Biologie. III. Aufl. Jena 1909.*
Hertwig, R. *Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. 15. Bd. München 1899.*
— *Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Math.-Physik. Kl. K. Bayr. Ak. Wiss. München 1902.*
— *Die Protozoen und die Zellentheorie. Arch. f. Protistenkunde. 1. Bd. 1905.*
— *Ueber das Problem der sexuellen Differenzirung. Verh. D. Zool. Ges. Leipzig 1905.*
Janicki, C. v. *Ueber Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Zeugung. Biol. Centralbl. 26. Bd. 1896.*
Kennel, J. v. *Ueber Theilung und Knospung der Thiere. Dorpat 1888.*
Krumbach, Th. *Trichoplax, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*
Lang, A. *Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Jena 1888.*
— *Lehrbuch vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. II. Aufl. Protozoen. Jena 1901.*
Leuckart, R. *Zeugung. R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 4. Bd. 1853.*
Mc Intosh, W. C. *On budding in animals. Zoologist. (4). Vol. 9. 1905.*
Montgomery, Th. *The analysis of racial descent in Animals. New York 1906.*
— *On reproduction, animal life cyclus and the biographical. Trans. Texas Acad. Sc. Vol. 9, 1907.*
Monticelli, F. S. *Adelotacta Zoologica. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 12. Bd. 1896.*
Morgan, Th. *Regeneration. New York 1901.*
Neresheimer, E. *Die Mesozoen. Zool. Centralbl. 15. Bd. 1908.*
Schulze, F. E. *Trichoplax adhaerens. Zool. Anz. 6. Bd. 1883.*
— *Ueber Trichoplax adhaerens. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1892.*
Stiasny, G. *Einige histologische Details über Trichoplax adhaerens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 75. Bd. 1903.*
Wagner, F. v. *Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich. Zool. Jahrb. 4. Bd. 1890.*
Wedekind, W. *Generationswechsel, Metamorphose und directe Entwicklung. Zool. Anz. 29. Bd. 1906.*
Weismann, A. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*
— *Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902. (II. Aufl. 1904).*

I. Poriferen.

Allemand, A. *Étude de physiologie appliquée à la spongiculture sur les côtes de Tunisie. Thèse. Lyon 1907.*
Annandale, N. *Notes on freshwater Sponges. Rec. Ind. Mus. Calcutta. Vol. 1. 1907.*
Cotte, J. *Observations sur les gemmules de Suberites domuncula. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 54, 1902.*
— *La spongiculture peut-elle devenir une industrie? Bull. Enseign. Peches Mar. Orléans 1907.*
— *Quelques observations de morphologie expérimentale sur des Spongiaires. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 64. 1908.*
Delage, Yves. *Embryogénie des Eponges. Arch. Zool. exp. gén. 2. Sér. Vol. 10. 1892.*
Dezsö, B. *Histologie und Sprossenentwicklung der Tethyen etc. Arch. f. mikr. Anat. 16. u. 17. Bd. 1879 u. 1880.*
Evans, R. *A description of Ephydatia blembingia, with an account of the formation and structure of the Gemmulae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 44. 1901.*
Goette, A. *Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg u. Leipzig 1886.*
Haeckel, E. *Die Kalkschwämme. Berlin 1872.*
Harmer, S. F., and A. E. Shipley. *The Cambridge Nat. History. Vol. 1. 1906.*
Ijima, I. *Studies on the Hexactinellida. Journ. Coll. Sc. Tokyo. Vol. 15 and 18. 1901 and 1903.*
Lendenfeld, R. v. *Die Clavulina der Adria. Nova Acta Leop. Carol. 69. Bd. 1897.*
— *Die Tetraxonia. Wiss. Ergebn. D. Tiefsee-Exped. 11. Bd. 1907.*

Lundbeck, W. *Porifera. Danish Ingolf-Exped. Kopenhagen. Vol. 6. 1902.*
Maas, O. *Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. Anat. Abth. 7. Bd. 1894.*
— *Erledigte und strittige Fragen der Schwammentwicklung. Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.*
— *Die Knospenentwicklung der Tethya und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. Bd. 1901.*
Mereschkowsky, C. v. *Études sur les Éponges de la Mer Blanche. Mém. Ac. Imp. St. Pétersbourg. T. 26. 1879.*
— *Reproduction des Éponges par bourgeonnement extérieur. Arch. Zool. exp. gén. T. 8. 1879 u. 1880.*
Schmidt, O. *Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*
Schulze, F. E. *Freischwebende Brutknospen bei Oscarella lobularis. Zool. Anz. 2. Bd. 1879.*
— *Hexactinellida. Challenger Report. Zool. Vol. 21. 1887.*
— *Amerikanische Hexactinelliden der Albatross-Expedition. Jena 1899.*
— *Hexactinellida. Wiss. Erg. Deutsche Tiefsee-Exp. 4. Bd. 1904.*
Selenka, E. *Ueber einen Kieselschwamm von achtstrahligem Bau und über Entwicklung der Schwammknospen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1879.*
Sollas, J. B. J. *On the Sponges collected during the Skeat-Expedition to the Malay Peninsula. Proc. Zool. Soc. London. Vol. 2. 1902.*
— **W. J.** *Tetractinellida. Challenger Report. Vol. 25. 1888.*
Thomson, J. A. *On the structure of Suberites domuncula with a note on peculiar capsules found on the surface of Spongelia. Trans R. Soc. Edinburgh. Vol. 33. 1888.*
Topsent, E. *Sur les gemmules de quelques Silicisponges marins. Compt rend. Ac. Sc. T. 106. 1888.*
— *Spongiaires de France. III. Monaxonidae 1. Hadromerina. Arch. Zool. exp. gén. (3). T. 8. 1900.*
Vasseur, G. *Reproduction asexuelle de la Leucosolenia botryoides. Arch. Zool. exp. gén. T. 8. 1879 et 1880.*
Weltner, W. *Ueber den Bau der Gemmulae einheimischer Spongilliden. Spongillidenstudien II. Arch. f. Naturgesch. 59. Bd. 1893.*
— *Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Gemmulae der Spongilliden. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.*
— *Spongillenstudien. Zur Biologie von Ephydatia fluviatilis und die Bedeutung der Amöbocyten für die Spongilliden. Arch. f. Naturgesch. 73. Jahrg. 1907.*
Wilson, H. V. *Observations on the Gemmulae and egg development of marine sponges. Journ. Morph. Vol. 9. 1894.*
— *On the asexual origin of the ciliated sponge larva. American Naturalist. Vol. 36. 1902.*
— *A new method by which Sponges may be artificially reared. Science (2). Vol. 25. 1907.*
— *On some phenomena of coalescence and regeneration in Sponges. Journ. Exper. Zool. Baltimore. Vol. 5. 1907.*

II. Cölenteraten.

Aders, W. *Ueber die Theilung von Protohydra Leuckarti. Zool. Anz. 26. Bd. 1902.*
Agassiz, A. *Contributions to the Natural History of the United States etc. Vol. 3 and 4. Boston 1860 and 1862.*
— *North American Acalephae. Museum Comp. Zool. Harvard Coll. 1865.*
— *Porpitidae and Velellidae. Mem. Mus. Harvard Coll. Vol. 8. 1883.*
Allman, G. J. *A monograph of the gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Vol. 1, 2. London 1871/72.*
Andres, A. *Intorno alla scissiparità delle attinie. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
Beneden, P. J. van. *Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mém. Acad. Roy. Bruxelles. 36. Bd. 1866.*
Bigelow, H. B. *Medusae. Expedition of the Albatross to the Eastern tropical Pacific. Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 37. 1909.*
— **R. P.** *The anatomy and development of Cassiopea xamacantha. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 5. 1900.*
Billard, A. *De la scissiparité chez les Hydroides. C. r. Acad. Sc. Paris. T. 133. p. 441. 1901.*
— *De la stolonisation chez les Hydroides. Ebenda p. 521. 1901.*
— *Contributions à l'étude des Hydroides. Ann. Sc. Nat. T. 20. 1904.*
— *Développement de l'hydranthe des Campanularidae et des Plumularidacée. Compt. rend. Acad. Paris. T. 139. 1904.*
— *Régénération de l'Obelia dichotoma. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 58. p. 1048. 1905.*

Billard, A. *Régénération du Tubularia indivisa. Ebenda. p. 1049. 1905.*
— *Haleremita parvula, nouvelle espèce d'Hydroide marin. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. T. 10. 1905.*
Blochmann, F., und C. Hilger. *Ueber Gonactinia prolifera Sars., eine durch Quertheilung sich vermehrende Actinie. Morph. Jahrb. 13. Bd. 1888.*
Bohn, G. *Scissiparité et autotomie chez les Actinies. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 64. 1908.*
Boulenger, C. L. *On Moerisia lyonsi a new Hydromedusan from Lake Qurun. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 52. 1908.*
Bourne, G. C. *On the postembryonic development of Fungia. Sc. Transactions Roy. Dublin Soc. (Ser. II). Vol. 5. 1893.*
— *Some new and rare Corals from Funafuti. Journ. Linn. Soc. London. Vol. 29. 1903.*
Braem, F. *Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Thieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*
— *Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Biol. Centralbl. 28. Bd. 1908.*
Brooks, W. K. *The life history of the Hydromedusae. Origin of the Medusae and Significance of Metagenesis. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 3. 1886.*
— *The life history of Epenthesis. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. 4. 1888.*
Browne, E. T., and G. H. Fowler. *Biscayan Plancton P. 9. The Medusae. Trans. Linn. Soc. London (2). Vol. 10. 1906.*
Busch, W. *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seethiere. Berlin 1851.*
Carlgren, O. *Kurze Mittheilungen über Anthozoen. Zool. Anz. 27. Bd. 1904.*
— *Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. Svenska Akad. Handl. N. F. 37. Bd. Stockholm 1902—1903.*
Chun, C. *Die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1882 u. 1885.*
— *Ueber Bau und Entwicklung der Siphonophoren. Ebenda 1886.*
— *Bericht über eine Reise nach den Canaren. Ebenda 1888.*
— *Cölenteraten. Bronn's Class. u. Ordn. II, 2. 1889—1895.*
— *Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen. Bibl. Zool. 19. Heft. 1895.*
— *Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. D. Zool. Ges. (Kiel). 1897.*
Claparède, E. v. *Beiträge zur Fauna der schottischen Küste. Zeitschr. f. wiss. Zool. 10. Bd. 1860.*
Claus, C. *Studien über die Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. math. nat. Cl. Akad. Wien. 38. Bd. 1877.*
— *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.*
— *Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetische Ableitung. Arb. Zool. Inst. Wien. 8. Bd. 1889.*
— *Ueber die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora I u. II. Arb. Zool. Inst. Wien. 9. u. 10. Bd. 1890 u. 1892.*
Davenport, G. C. *Variation in the sea-anemone Sagartia Luciae. Science. Vol. 11. 1900.*
— *Variation in the number of stripes in Sagartia Luciae. Mark Annivers. Vol. New York T. 10. 1904.*
Davidoff, M. *Ueber Theilungsvorgänge bei Phialidium variabile. Zool. Anz. 4. Bd. 1881.*
Dendy. *On a free swimming Hydroid, Pelagohydra mirabilis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 46. 1903.*
Döderlein, L. *Die Korallengattung Fungia. Zool. Anz. 24. Bd. 1901, und Abh. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt a./M. 27. Bd. 1905.*
Driesch, H. *Tectonische Studien an Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Nat. 24. Bd. 1890.*
Duerden, J. E. *Aggregated colonies in Madreporian Corals. Amer. Naturalist. Vol. 36. p. 461. 1902.*
— *The Morphology of the Madreporaria. The significance of budding and fission. Ann. Mag. Nat. Hist. (7 ser.) Vol. 10. 1902.*
— *The Morphology of the Madreporaria. 4. Fissiparous Gemmation. Ann. Mag. Nat. Hist. (7). Vol. 11. 1903.*
Friedemann, O. *Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.*
Garbowski, T. *Morphogenetische Studien (Trichoplax). Jena 1903.*
Goette, A. *Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. Abh. Entwicklungsgesch. der Thiere. Hamburg u. Leipzig 1887.*
— *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pelagia noctiluca. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*

Goette, A. *Ueber die Entwicklung der Scyphopolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1897.*
— *Ueber die Entwicklung der Hydromedusen. Zool. Anz. 27. Bd. 1903.*
— *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydroidpolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 87. Bd. 1907.*
— *Microhydra ryderi in Deutschland. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*
Gravier, C. *Sur un cas de greffe naturelle chez un Madréporaire. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 64. 1908.*
Grobben, K. *Ueber Podocoryne carnea. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. 1. Abth. 1875.*
Hadzi, J. *Einige Capitel aus der Entwicklungsgeschichte von Chrysaora. Arb. Zool. Inst. Wien. 17. Bd. 1907.*
— *Die Entstehung der Knospe bei Hydra. Arb. Zool. Inst. Wien. 18. Bd. 1909.*
— *Bemerkungen zur Onto- und Phylogenie der Hydromedusen. Zool. Anz. 35. Bd. 1909.*
Haeckel, E. *Das System der Medusen. Jena 1879.*
— *Die Tiefseemedusen des Challenger und der Organismus der Medusen. Jena 1881.*
— *Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia. Jena 1881.*
— *Report on the Siphonophora (Challenger). Vol. 28. 1888.*
— *System der Siphonophoren etc. Jen. Zeitschr. 22. Bd. 1888.*
Hardy, W. B. *The histology and development of Myriothela phrygia. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 32. 1891.*
Hartlaub, C. *Zur Kenntniss der Gattungen Margelopsis und Nemopsis. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Cl. 1899.*
Hein, W. *Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*
— *Untersuchungen über die Entwicklung von Cotylorhiza tuberculata. Ebenda. 73. Bd. 1902.*
Heric, M. *Zur Kenntniss der polydisken Strobilation von Chrysaora. Arb. Zool. Inst. Wien. 17. Bd. 1907.*
Hérouard, E. *Existences de statoblastes chez le scyphistome. Compt. rend. Ac. Paris. T. 145. 1907.*
— *Sur un acraspède sans méduse: Taeniolhydra roscoffensis. Compt. rend. Ac. Paris. T. 147. Dec. 1908.*
— *Sur les cycles évolutifs d'un scyphistome. Compt. rend. Ac. Paris. Febr. 1909.*
Hertwig, R. *Ueber Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Centralbl. 26. Bd. 1906.*
Hickson, S. J. *The anatomy of Alcyonium digitatum. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 37. 1895.*
Hyde, J. *Entwicklungsgeschichte einiger Scyphistomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*
Jones, F. W. *On the growth-forms and supposed species in Corals. Proc. Zool. Soc. London 1907.*
Jungersen, F. E. *Om Bygningen og Udviklingen af Kolonien hos Pennatula phosphorea L. Videnskap. Meddel. fra den naturh. Foren. 1888, und Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*
Keller, C. *Untersuchungen über Medusen aus dem Rothen Meer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
Koch, G. v. *Anatomie der Clavularia prolifera. Morph. Jahrb. 7. Bd. 1882.*
— *Die ungeschlechtliche Vermehrung (Theilung und Knospung) einiger paläozoischer Corallen. Palaeontographica. 29. Bd. 1882—83.*
— *Die Gorgoniden des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora. XV. 1887.*
— *Kleinere Mittheilungen über Anthozoen. VIII. Aggregirte Colonien von Balanophyllia etc. IX. Beobachtungen über das Wachsen von Clavularia ochracea. Morph. Jahrb. 18. Bd. 1892.*
— *Entwicklung von Caryophyllia cyathus. Mitth. Zool. Station Neapel. 12. Bd. 1897.*
Koelitz, W. *Die Fortpflanzung durch Quertheilung bei Hydra. Zool. Anz. 33. Bd. 1908.*
— *Ueber Längstheilungen und Doppelbildungen bei Hydra. Zool. Anz. 35. Bd. 1909.*
Kölliker, A. *Bericht über vergleichend-anatomische Untersuchungen in Messina. Zeitschr. f. wiss. Zool. 4. Bd. 1853.*
Korschelt, E. *Zur Längstheilung bei Hydra. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*
Krumbach, Th. *Trichoplax, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. Zool. Anz. 31. Bd. 1907.*
Kühn, A. *Sprosswachsthum und Polypenknospung bei den Thecaphoren. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 28. Bd. 1909.*
Lacaze-Duthiers, H. de. *Histoire naturelle du corail. Paris 1864.*
— — *Scyphistome. Arch. Zool. exp. gén. 3. sér. Vol. 1. 1893.*
Lang, Arn. *Gastroblasta Raffaeli. Jenaische Zeitschr. 19. Bd. 1886.*

Lang, Alfr. *Ueber die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.*

Leiber, A. *Ueber einen Fall spontaner Längstheilung bei Hydra viridis. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*

Lendenfeld, R. v. *Ueber Wehrpolypen und Nesselzellen. Cölenteraten der Südsee III. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*

Lipin, A. *Ueber den Bau des Süsswasser-Cölenteraten Polypodium hydriforme Uss. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*

Lister, J. J. *On some points in the natural history of Fungia. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 29. 1889.*

Maas, O. *Ueber Bau und Entwicklung der Cuninenknospen. Zool. Jahrb. Anat. Abth. 5. Bd. 1892.*

— *Die Craspedoten der Siboga-Expedition. X. Monogr. 1905.*

— *Die Scyphomedusen. Ergebn. u. Fortschr. der Zoologie 1. Bd. 1907.*

Marshall, W. *Ueber einige Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

Mc Crady, J. *Oceania (Turritopsis) nutricula and the embryological history of a singular Medusan larva in the cavity of the bell. Proc. Elliot. Soc. Vol. 1. 1856.*

Metschnikoff, E. *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

— *Embryologische Studien an Medusen, mit Atlas. Wien 1886.*

— *Medusologische Mittheilungen. Arb. Zool. Inst. Wien. 6. Bd. 1886.*

Moseley, H. N. *Challenger-Report (Alcyonar., Madreporar.) Zool. Vol. 2. 1881.*

Motz-Kossowska, S. et L. Fage. *Contribution à l'étude de la famille des Fascicularidés. Arch. Zool. expér. (4). T. 7. 1907.*

Mrázek, A. *Einige Bemerkungen über die Knospung und geschlechtliche Fortpflanzung bei Hydra. Biol. Centralbl. 27. Bd. 1907.*

Murbach, L. *Hydroids from Woods Holl. Hypolitus peregrinus etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 42. 1899.*

Nussbaum, M. *Zur Knospung und Hodenbildung bei Hydra. Biol. Centralbl. 27. Bd. 1907.*

Nutting, C. C. *The sarcostyles of the Plumularidae. Ann. Magaz. Nat. Hist. 7. ser. Vol. 2. 1898.*

Ortmann, A. *Die Morphologie des Skelets der Steincorallen in Beziehung zur Coloniebildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*

Parker, G. H. *Longitudinal fission in Metridium marginatum M. E. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 35. 1899.*

Pauly, R. *Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris. Jen. Zeitschr. 36. Bd. 1902.*

Perkins, H. F. *Budding in the larva of Gonionemus Murbachi. Johns Hopkins Univ. Circulars. Vol. 21. 1902.*

— *The development of Gonionemus Murbachi. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 54. 1903.*

— *Double reproduction in the Medusa Hybocodon prolifer. Amer. Nat. Vol. 38. 1904.*

Potts, E. *On the Medusae of Microhydra ryderi and on the known forms of Medusae inhabiting fresh-water. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 50. 1906.*

— *Microhydra during 1907. Proc. Delaware County Inst. Sc Media. Pa. Vol. 3. 1908.*

Prouho, H. *Observations sur la Gonactinia prolifera. Arch. Zool. exp. gén. (2). T. 9. 1891.*

Richter, W. *Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 86. Bd. 1907.*

Rösel, A. J. von Rosenhof. *Insectenbelustigungen III. Nürnberg 1755.*

Roule, L. *Sur la morphologie comparée des colonies d'Alcyonaires. Compt. rend. Ac. Paris. T. 145. 1907.*

Sars, M. *Beskrivelser og Iagttagelser over nogle ved Bergenske Kyst levende Dyr. Bergen 1835.*

— *Fauna littoralis Norvegiae. Christiania 1846.*

Schaudinn, F. *Haleremita cumulans, ein neuer mariner Hydroidpolyp. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1894.*

Schulze, F. E. *Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.*

— *Ueber den Bau von Syncoryne sarsii. 1873.*

— *Cuninenknospung im Magen von Geryonien. Mitth. Naturw. Verein Steiermark. Graz 1875.*

— *Trichoplax adhaerens. Zool. Anz. 6. Bd. 1883.*

— *Ueber Trichoplax adhaerens. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1892.*

Seeliger, O. *Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*
Semper, C. *Generationswechsel bei Steincorallen etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*
Steche, O. *Die Genitalanlagen der Rhizophysalien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 86. Bd. 1907.*
— *Die Entwicklung der Genitaltrauben bei Physalia. Zool. Anz. 32. Bd. 1908.*
Strohl, J. *Jugendstadien und Vegetationspunkt von Antennularia antennina. Jen. Zeitschr. 42. Bd. 1907.*
Stschelkanowzeff, J. *Die Entwicklung von Cunina proboscidea. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 17. Bd. 1906.*
Studer, Th. *Uebersicht der Steincorallen der Gazelle etc. Monatsber. Ak. Wiss. Berlin 1877.*
— *Uebersicht der Steincorallen aus der Familie der Madreporaria etc. (Gazelle). Monatsschr. Akad. Wiss. Berlin 1877.*
— *Ueber Knospung und Theilung bei Madreporarien. Mitth. Naturf. Ges. Bern 1880 (1881).*
— *Ueber scheinbare Knospen an Herpetolitha limax. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1880.*
— *System der Alcyonarien. Arch. f. Naturgesch. 53. B. I. 1887.*
— *Alcyonarien der Gazelle. 1889.*
— *Cas de fissiparité chez un Alcyonaire. Bull. Soc. zool. de France. T. 16. 1891.*
Stutchbury, S. *Mode of growth of young Corals of the genus Fungia. Transactions Linn. Soc. London. Vol. 16. 1833.*
Torrey, H. B. *Observations on monogenesis in Metridium. Proc. Californ. Acad. Sc. (3). Vol. 1. 1898.*
Torrey, H. B. and **Mery, J. B.** *Regeneration and non sexual reproduction in Sagartia davisii. Univ. Calif. Publ. Zool. Vol. 1. 1904.*
Trembley, A. *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce 1744.*
Trinci, G. *Di una nuova specie di Cytaeis gemmante del Golfo di Napoli. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 16. Bd. 1903.*
— *Nota sulla gemmazione della Dysmorphosa minuta e sulla biologia delle Margelidae. Monitor. Zool. Ital. 15. Bd. 1904.*
Ussow, M. *Eine neue Form von Süsswasser-Cölenteraten. Morph. Jahrb. 12. Bd. 1887.*
Vanhöffen, E. *Narcomedusen. Wiss. Erg. D. Tiefsee-Exp. 19. Bd. 1908.*
Weismann, A. *Ueber eigenthümliche Organe bei Eudendrium racemosum. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
— *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883, und Biolog. Centralbl. 4. Bd. 1885.*
— *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*
Wilson, E. B. *The development of Renilla. Philos. Transactions Roy. Soc. Vol. 3. 1883.*
Wilson, H. V. *The structure of Cunoctantha in the adult and larval stages. Stud. Biol. Labor. Johns Hopk. Univ. Vol. 4. 1887.*
Woltereck, R. *Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904.*
— *Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstockes etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. Bd. 1905.*
— *Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verhandl. D. Zool. Ges. 15. Bd. 1905.*
Zoja, R. *Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydrae. Pavia 1890.*

III. Vermes.

1. Turbellarien.

Bergendal, D. *Zur Kenntniss der Landplanarien. Zool. Anz. 10. Bd. 1887.*
— *Studien an Turbellarien (Vermehrung durch Quertheilung bei Bipalium kewense). Svenska Vetenskaps Akad. Handl. 25. Bd. 1892.*
Bresslau, E. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Rhabdocoela und Alloiocoela. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*
Chichkoff, G. *Sur une nouvelle espèce du genre Phagocata. Arch. Zool. exp. gén. 4. sér. T. 1. 1903.*
Child, C. M. *Fission and Regulation in Stenostoma. Arch. f. Entw.-Mech. 15. u. 17. Bd. 1903.*
Curtis, W. C. *Asexual Reproduction of Planaria maculata. Biol. Bull. Vol. 2. 1901.*
— *The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 30. 1902.*
Graff, L. v. *Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. II. Tricladida terricola. Leipzig 1882 u. 1899.*

Graff, L. v. *Turbellarien. Bronns Class. u. Ordn. 4. Bd. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Rhabdocölen, bearbeitet von F. v. Wagner, 1908.*
Hallez, P. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille 1879.*
— *Morphogénie générale et affinités des Turbellariés. Trav. Mém. Soc. Fac. Lille. T. 2. Mém. 9. 1892.*
Johnson, J. R. *Observations on the genus Planaria. Philos. Transactions Roy. Soc. London. P. II. 1822 u. 1825.*
Keller, J. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien. Jen. Zeitschrift. 28. Bd. 1893.*
Kennel, J. v. *Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 3. Bd. 1889.*
Morgan, T. H. *Regeneration in Bipalium. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*
Mrázek, A. *Ueber eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Cl. No. 23. 1903.*
— *Ueber die Organisationsverhältnisse der Catenula lemnae. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Cl. No. 27. Prag 1906.*
— *Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Ebenda. No. 32. 1906 (Prag 1907).*
Ott, H. N. *A study of Stenostoma leucops. Journ. Morph. Vol. 7. 1892.*
Sekera, E. *Beiträge zur Kenntniss der Süsswasserturbellarien. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1888.*
Steinmann, P. *Geographisches und Biologisches von Gebirgsplanarien. Arch. f. Hydrobiologie. 2. Bd. p. 193. 1906.*
— *Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. Zool. Anz. 32. Bd. 1907.*
— *Die Bedeutung der polypharyngealen Planarienformen für die Descendenztheorie. Intern. Rev. f. Hydrobiol. u. Hydrographie. 1. Bd. 1909.*
— *Zur Polypharyngie der Planarien. Zool. Anz. 35. Bd. 1910.*
Stevens, N. M. *A histological study of regeneration in Planaria simplicissima etc. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.*
Voigt, W. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*
Wagner, F. v. *Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 4. Bd. 1890.*
— *Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Rhabdocölen in L. v. Graff's Turbellarien. Bronn's Class. u. Ordn. 4. Bd. 1908.*
Wilhelmi, J. *Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*
Woodworth, W. M. *Contributions to the Morphology of the Turbellaria. 1. On the structure of Phagocata gracilis Leidy. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 21. 1891.*
Zacharias, O. *Studien über die Fauna des grossen und kleinen Teichs im Riesengebirge. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*
— *Ueber Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süsswasserplanarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*

2. Trematoden.

Cary, L. R. *The life history of Diplodiscus temporatus. Zool. Jahrb. Anat. Abth. 28. Bd. 1909.*
Haswell, W. A. *On two remarkable sporocysts occurring in Mytilus latus. Proc. Linn. Soc. of New South Wales. 1902.*
Reuss, H. *Beobachtungen an der Sporocyste und Cercarie des Distomum duplicatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 74. Bd. 1903.*
Roewer, C. F. *Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum helicis. Jen. Zeitschr. 41. Bd. 1906.*
Rossbach, E. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien. Zeitschrift f. wiss. Zool. 84. Bd. 1906.*
Tennent, D. H. *A study of the life-history of Bucephalus haimeanus, a parasite of the oyster. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 49. 1906.*

3. Cestoden.

Bartels, E. *Cysticercus fasciolaris, Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in Taenia crassicollis. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 16. Bd. 1902.*
Bloehmann, F. *Zur Morphologie der Blasenwürmer. Verh. D. Zool. Ges. 14. Vers. 1904.*
Bott, A. *Ueber einen durch Knospung sich vermehrenden Bandwurm aus dem Maulwurf. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1897.*

Braun, M. *Ueber einen proliferierenden Cysticercus aus dem Ziesel. 2. Zur Entwicklungsgeschichte des C. longicollis. Zool. Anz. 29. u. 30. Bd. 1896 u. 1897.*
— *Cestoden in Bronns Classen und Ordnungen. 4. Bd. 1894—1909.*
— *Die thierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl. Würzburg 1908.*
Claus, C. *Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. Arb. Zool. Inst. Wien. 8. Bd. 1889.*
Cohn, L. *Zur Anatomie der Amphilina foliacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*
— *Die Orientirung der Cestoden. Zool. Anz. 32. Bd. 1907.*
Curtis, W. C. *The formations of Proglottids in Crossobothrium laciniatum. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 11. 1907.*
Dévé, F. *Sur l'évolution kystique du scolex échinococcique. Arch. de Parasit. Vol. 6. 1902.*
— *Les kystes hydatiques du foie. Paris 1905.*
Gläser, H. *Zur Entwicklungsgeschichte des Cysticercus longicollis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.*
Goldschmidt, R. *Zur Entwicklungsgeschichte der Echinococcusköpfchen. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 13. Bd. 1900.*
Hein, W. *Beiträge zur Kenntniss von Amphilina foliacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*
Kunsemüller, F. *Zur Kenntniss der polycephalen Blasenwürmer, besonders des Coenurus cerebralis und des C. serialis. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 18. Bd. 1903.*
Linstow, v. *Eine neue Cysticercusform etc. Centralbl. f. Bakt. u. Paras. 32. Bd. 1902.*
Lönnberg, E. *Beiträge zur Phylogenie der parasitischen Plathelminthen. Centralbl. f. Bakt. u. Paras. 21. Bd. 1897.*
Lühe, M. *Ueber einen eigenthümlichen Cestoden aus Acanthias. Zool. Anz. 24. Bd. 1901.*
— *Urogonoporus armatus, ein eigenthümlicher Cestode etc. Arch. de Parasitologie. Vol. 5. 1902.*
Mrázek, A. *Zur Entwicklungsgeschichte einiger Tänien. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss. 1897.*
— *Cestoden-Studien. 1. Cysticercoiden aus Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Syst. Abth. 24. Bd. 1907.*
— *Sterilitätserscheinungen bei Cestoden. Centralbl. Bakt. u. Parasitenk. I. 45. Bd. Orig. 1907.*
Odhner, Th. *Urogonoporus armatus, die reifen Proglottiden von Trilocularia gracilis. Arch. Parasit. Paris. T. 8. 1904.*
Pintner, Th. *Das Verhalten des Excretionssystems im Endglied von Rhynchobothrius ruficollis. Zool. Anz. 30. Bd. 1907.*
— *Ueber Amphilina. Verh. Ges. D. Nat. u. Aerzte. 77. Vers. I. 1907.*
Riemann, H. *Ueber die Keimzerstreuung des Echinococcus. Beitr. z. klin. Chir. 24. Bd. 1899.*
Schaaf, H. *Zur Kenntniss der Kopfanlage der Cysticerken, insbesondere des Cysticercus taeniae solii. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 22. Bd. 1906.*
Spengel, J. W. *Die Monozootie der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. Bd. 1905.*
Villot, A. *Migrations et métamorphoses des Ténias des Musaraignes. Ann. Sc. nat. Zool. 6. sér. T. 8. 1879.*
Young, R. Th. *The histogenesis of Cysticercus pisiformis. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 26. Bd. 1908.*

4. Anneliden.

Agassiz, A. *On alternate generation in Annelids etc. Journ. Boston Soc. N. H. Vol. 7. 1862.*
Albert, F. *Ueber die Fortpflanzung von Haplosyllis spongicola. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1886—87.*
Andrews, A. E. *Some abnormal Annelids. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 36. 1894.*
Annandale, N. *Notes on an Indian Worm of the genus Chaetogaster. Journ. Ass. Soc. Bengal. (2). Vol. 1. 1905.*
Bock, M. v. *Ueber die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. 31. Bd. 1897.*
Brunelli, C., und H. Schoener. *Die Frage der Fortpflanzungsperiodicität des Palolowurms im Licht der allgemeinen Biologie der Chätopoden. Compt. rend. 6. Congrès Intern. Zool. 1905.*
Bülow, C. *Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturgesch. 49. Bd. 1882.*
Caullery, M., et F. Mesnil. *Sur un cas de ramification chez une Annélide (Dodecaceria concharum). Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*
— — *Les formes épitoques et l'évolutions des Cirratuliens. Ann. Univ. Lyon. T. 39. 1898.*
Claparède, E. *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863.*

Claparède, E. *Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. phys. Génève. T. 19 u. 20. 1868—1870.*
Dalla Fior, G. *Ueber die Wachsthumsvorgänge am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Stylaria lacustris. Arb. Zool. Inst. Wien. 17. Bd. 1908.*
Ehlers, E. *Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—68.*
— *Ueber atlantischen Palolo. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-Naturw. Cl. 4. Heft. 1901.*
Eisig, H. *Die Capitelliden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. XVI. 1887.*
Fage, L. *Sur la forme épitoque de Nereis fucata. Bull. Mus. H. N. Paris. T. 10. 1905.*
Friedländer, B. *Atlantischer Palolo. Biol Centralbl. 21. Bd. 1901.*
Galloway, T. W. *Observations on non sexual reproduction in Dero vaga. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 35. 1899.*
Huxley, Th. *On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelid. Edinburgh. New Phil. Journ. Vol. 1. 1855.*
Johnson, H. P. *A new type of budding in Annelids. Biol. Bull. Vol. 2. 1901.*
— *Collateral budding in Annelids of the genus Trypanosyllis. Amer. Nat. Vol. 36. 1902.*
Izuka, H. *Observations on the Japanese Palalo, Ceratocephale osawai. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 17. 1903.*
— *On a case of collateral budding in Syllid Annelid (Trypanosyllis misakiensis). Annot. Zool. Jap. Tokyo. Vol. 5. p. 283—287. 1906.*
Kennel, J. v. *Ueber Ctenodrilus pardalis. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 5. Bd. 1882.*
Krohn, A. *Ueber die Erscheinungen der Fortpflanzung von Syllis prolifera und Autolytus prolifer. Arch. f. Naturgesch. 18. Bd. 1852.*
Korschelt, E. *Doppelbildungen bei Lumbriciden. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschr. f. A. Weismann.) 1904.*
— *Regeneration und Transplantation. Jena 1907.*
Langerhans, P. *Die Wurmfauna von Madeira. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. u. 40. Bd. 1879 u. 1884.*
— *Canarische Anneliden. Nov. Act. Leop. Akad. Halle. 42. Bd. 1881.*
Leuckart, R. (und Frey). *Beiträge zur Kenntniss der wirbellosen Thiere etc. Braunschweig 1847.*
— *Ueber die ungeschlechtliche Vermehrung bei Naïs proboscidea. Arch. f. Naturgesch. 17. Bd. 1851.*
Malaquin, A. *Sur la reproduction des Autolyteae. Revue Biol. Lille. T. 3. 1891.*
— *Recherches sur les Syllidiens. Mém. Soc. Sc. Lille 1893.*
— *La formation du schizozoïte dans la scissiparité chez les Filigrans et les Salmacines. Compt. rend. Ac. Paris. T. 121. 1895.*
— *Epigamie et Schizogamie chez les Annélides. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*
— *Les phénomènes histogéniques de la reproduction asexuelle chez les Salmacines et les Filogranes. Compt. rend. Ac. Paris. T. 140. 1905.*
Mayer, A. G. *An Atlantic Palolo, Staurocephalus gregaricus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 36. 1900.*
— *The Atlantic Palolo. Bull. Mus. Brooklyn Inst. Vol. 1. 1902. (Friedländer, Biol. Centralbl. 21. Bd. 1901.)*
— *The annual breeding-swarm of the Atlantic Palolo. Carnegie Inst. Washington Publ. No. 102. 1908.*
Mc Intosh, W. C. *Annelida polychaeta. Challenger Report. Vol. 12. 1885.*
— *Notes from the Gathy Marine Lab. St. Andrews. Ann. Mag. N. H. (7). Vol. 15. p. 33. 1905.*
Mensch, P. C. *Note on the fate of the parent stock of Autolytus ornatus. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*
— *Stolonisation in Autolytus varians. Journ. Morph. Boston. Vol. 16. 1900.*
— *On the variation in the position of the stolon in Autolytus. Biol. Bull. Vol. 1. 1900.*
— *On the life history of Autolytus cornutus and alternate generation in Annelids. Amer. Naturalist. Vol. 34. 1900.*
Milne-Edwards, M. *Observations sur le développement des Annélides. Rech. Zool. en Sicile. Ann. Sc. nat. Ac. Paris. 3. sér. T. 2. 1845.*
Monticelli, F. S. *Sullo Ctenodrilus serratus. Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 7. 1893.*
— *Sessualità e gestazione nello Ctenodrilus serratus. Atti Congr. Natural. Ital. 1906.*
Morgulis, S. *Observations and experiments on regeneration in Lumbriculus. Journ. Exp. Zool. Vol. 4. 1907.*
— *Regeneration in Lumbriculus. Amer. Nat. Vol. 42. 1908.*
Mrázek, A. *Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 23. Bd. 1906.*

Müller, C. *Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex rivulorum. Arch. f. Entw.-Mech. 26. Bd. 1908.*
Müller, O. F. *Von Würmern des süssen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.*
— *Zoologia Danica Harniae. Vol. 2. 1788.*
Oka, A. *Ueber die Knospungsweise bei Syllis ramosa. Zool. Anz. 18. Bd. 1895.*
Osawa, K. *Ueber die japanischen Palolo. Verh. 5. Internat. Zool. Congr. 1902.*
Perrier, E. *Sur la reproduction scissipare des Naïdines. Compt. rend. Ac. Paris. T. 70. 1870.*
— *Sur l'origine des formations stoloniales chez les Vers annelés. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 134. 1902.*
Pruvot, G. *Sur la formation des stolons chez les Syllidiens. Compt. rend. Acad. Paris. T. 108. 1890.*
— *Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les Syllidiens. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Marseille 1890.*
— *Sur l'évolution des formes stoloniales chez les Syllidiens. C. r. Ac. Paris. T. 134. 1902.*
Quatrefage, M. A. de. *Sur la génération alternante des Syllis. Ann. Sc. nat. Ac. Paris. 4. sér. Zool. T. 2. 1854.*
Scharff, R. *On Ctenodrilus parvulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 27. 1887.*
Semper, K. *Die Verwandtschaftsverhältnisse der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 3. Bd. 1876—77.*
Stephenson, J. *Description of two freshwater Oligochaeta from the Punjab. Rec. Ind. Mus. Calcutta. Vol. 1. 1907.*
St. Joseph, B. de. *Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Ann. Sc. Nat. Ac. Paris. 7. sér. T. 1. Zool. 1886.*
Stolc, A. *Fortpflanzung von Aeolosoma. Abhandl. böhm. Akad. 10. Bd. No. 17. 1901, sowie Bull. Internat. Acad. Sc. de Bohême 1902 (beide leider nicht zugänglich).*
— *Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanische Eingriffe oder das Milieu erworbene Eigenschaften vererben. Arch. f. Entw.-Mech. 15. Bd. 1903.*
Treadwell, A. L. *On the Heteronereis stage of Nereïs kobiensis. Biol. Bull. Vol. 9. 1905.*
Vejdovsky, F. *System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.*
Viguier, C. *Études sur les animaux inférieurs de la Baie d'Alger (Exogone gemmifera et des autres Syllidiens à gestation). Arch. Zool. exp. gén. 2. sér. T. 2. 1884.*
— *Recherches sur les Annélides pélagiques. Ebenda. 2. sér. T. 4. 1886.*
— *Sur la valeur morphologique de la tête des Annélides. Ann. Sc. nat. Ac. Paris. 8. sér. Zool. T. 15. 1902.*
Wagner, F. v. *Beiträge zur Kenntniss der Regenerationsprocesse bei Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 13. u. 22. Bd. 1900 u. 1905.*
Wetzel, H. *Zur Kenntniss der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 72. Bd. 1902.*
Woodworth, W. Mc M. *The Palolo Worm Eunice viridis. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 51. 1907.*
Zeppelin, Graf M. *Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*

IV. Echinodermen.

Baur, A. *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Nov. Act. Leop. Carol. Vol. 31. 1864.*
Chadwick, H. C. *Notes on Cucumaria planci. Proceed. and Transact. Liverpool. Biol. Soc. Vol. 5. 1891.*
Cuénot, L. *Contributions à l'étude anatomique des Astérides. Arch. Zool. exp. gén. (2). T. 5. 1888.*
Dalyell, J. G. *Ueber die Wiedererzeugung verloren gegangener Organe etc. bei Holothurien. Frorieps Neue Notizen Geb. Nat. u. Heilkunde. 16. Bd. 1840.*
— *The Powers of the Creator displayed in the creation. Vol. I. London 1851.*
Dawydoff, C. *Beiträge zur Kenntniss der Regenerationsvorgänge bei den Ophiuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.*
Frédéricq, L. *L'autotomie chez les étoiles de mer. Rev. scient. 3. sér. T. 13. 1887.*
Greeff, R. *Ueber den Bau der Echinodermen I—III. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Marburg 1871 u. 1872.*
— *Ueber einige auf den Canarischen Inseln (Lancerote) aufgefundene Seesterne. Ebenda. 1872.*
Haeckel, E. *Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

Hirota, S. *Anatomical notes on the comet of Linckia. Zool. Mag. Tokyo. Vol. 7. 1895.*
Kellogg, V. L. *Restorative regeneration in nature of the Starfish Linckia. Journ. Exp. Zool. Vol. 1. 1904.*
King, H. D. *Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw.-Mech. 7. u. 9. Bd. 1898 u. 1900.*
Kowalevsky, A. *Die Vermehrung der Seesterne durch Theilung und Knospung. Zeitschrift f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*
Ludwig, H. *Die Gattung Brisinga. Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*
— *Asteriden. 24. Monogr. Fauna u. Flora des Golfs von Neapel. 1897.*
— **(O. Hamann).** *Die Seesterne und Schlangensterne. Bronn's Class. u. Ordn. II, 3. Leipzig 1899 u. 1901.*
Lütken, C. *Bemaerkninger om selfdelingen hos Straaledyrene. Dansk Videnskabs. Selsk. Forhandl. Kopenhagen 1872.*
Martens, E. v. *Ueber das Wiedererzeugungsvermögen der Seesterne. Sitz.-Ber. Nat. Fr. Berlin 1884.*
Monks, S. P. *Regeneration of the body of Starfish. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 55. 1903.*
Monticelli, F. S. *Sull' autotomia della Cucumaria planci. Atti Accad. Lincei. Rend. (5). Vol. 5. 1896.*
Noll, F. C. *Biologische Bemerkungen. Zool. Garten. 19. u. 22. Bd. 1878 u. 1881.*
Perrier, R. *Mémoire sur les étoiles de mer etc. Nouv. Arch. Muséum d'Hist. Nat. Paris. T. 6. 1884.*
Sarasin P. u. F. *Knospenbildung bei Linckia multifora. Ergebn. naturw. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. 1887—88.*
Semper, K. *Reisen im Archipel der Phillipinen, II. 1. Bd. Holothurien. Leipzig 1868.*
Simroth, H. *Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. u. 28. Bd. 1876 u. 1877.*
Zeleny, C. *A study of the rate of regeneration of the arms in the brittle-star, Ophyoglypha etc. Biol. Bull. Vol. 6. 1904; Journ. Exp. Zool. Vol. 2. 1905.*

V. Bryozoen.

Allman, G. J. *A monograph of the fresh water Polyzoa. Ray Society. London 1856.*
Barrois, J. *Embryogénie des Bryozoaires. Lille 1877.*
— *Métamorphoses des Bryozoaires. Ann. Sc. nat. Ac. Paris. 6. sér. T. 9. 1882.; 7. sér. T. 1. 1886.*
— *Embryogénie des Bryozoaires. Journ. Anat. Phys. T. 18. 1882.*
Braem, F. *Die Entwicklung der Bryozoencolonie im keimenden Statoblasten. Zool. Anz. 12. Bd. 1889.*
— *Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Bibl. Zool. Cassel. 6. Heft. 1890.*
— *Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.*
— *Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Zoologica. 23. Heft. 1897 u. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*
— *Die geschlechtliche Entwicklung von Fredericella sultana, nebst Beobachtungen über die weitere Lebensgeschichte der Colonien. Zoologica. 52. Heft. 1908.*
Buddenbrock, W. v. *Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen. Zool. Anz. 35. Bd. 1910.*
Calvet, L. *Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marines. Thèse Montpellier. 1900.*
Davenport, C. B. *Cristatella, the origin and development of the individual in the colony. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 20. 1890.*
— *Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa. Ebenda. Vol. 22. 1891.*
— *The germ layers in Bryozoan buds. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.*
— *On Urnatella gracilis. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 24. 1893.*
Demade, P. *Le statoblaste des Phylactolémates. Alcyonella, Cristatella. La Cellule. T. 8. 1892.*
Ehlers, E. *Hypophorella expansa, ein Beitrag zur Kenntniss der minierenden Bryozoen. Abh. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen. 21. Bd. 1876.*
— *Zur Kenntniss der Pedicellinen. Abh. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen. 36. Bd. 1890.*
Haddon, A. G. *On Budding in Polyzoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23. 1883.*
Harmer, S. *On the structure and development of Loxosoma. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*
— *On the life history of Pedicellina. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 27. 1887.*
— *On the nature of the excretory processes in Marine Polyzoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33. 1891.*

Harmer, S. *On the occurence of embryonic fission in cyclostomatous Polyzoa. Quart. Journn. Micr. Sc. (2) Vol. 34. 1893.*
— *On the development of Lichenopora verrucaria. Quart. Journ. Micr. Sc. 2. Ser. Vol. 39. 1896.*
— *On the development of the Tubulipora etc. Quart. Journ. Micr. Sc. 2. ser. Vol. 41. 1898.*
— *On the morphology of the Cheilostomata. Quart. Journ. Micr. Sc. 2. ser. Vol. 46. 1903.*
Hincks, T. *A history of the British marine Polyzoa. London 1880.*
Joliet, L. *Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. Arch. Zool. exp. gén. T. 6. 1877.*
— *Sur le bourgeonnement du polypide chez plusieurs Ectoproctes marins. Ebenda. 2. sér. T. 3. 1885.*
— *Recherches sur la blastogénèse. Ebenda. 2. sér. T. 4. 1886.*
Kohlwey, H. *Ueber Bau und Leben von Halodactylus diaphanus. Inaug.-Diss. Halle 1882.*
Kraepelin, K. *Die deutschen Süsswasserbryozoen. II. Abh. Nat. Ver. Hamburg. 12. Bd. 1892.*
Kupelwieser, H. *Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. Zoologica. 47. Heft. 1906.*
Ladewig, F. *Ueber die Knospung der ectoprocten Bryozoen. Ztschr. f. wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*
Lebedinsky, J. *Die Embryonalentwicklung der Pedicellina echinata. Biol. Centralbl. 25. Bd. 1905.*
Leidy, J. *Urnatella gracilis a Freshwater Polyzoan. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. (2) T. 9. 1884.*
Levinsen, G. M. R. *Studies on Bryozoa. Vid. Meddel. Nat. Fer. Kjöbenhavn. (7) 4. Aarg. 1903.*
— *Sur la régénération totale des Bryozoaires. Oversigt Kgl. Danske Videnssk. Selskabs Forhandl. 1907. Kopenhagen 1907/1908.*
— *Morphological and systematic studies on the Cheilostomatous Bryozoa. Kopenhagen 1909.*
Nickerson, W. S. *Double Loxosomae. American Naturalist. Vol. 34. 1900.*
— *On Loxosoma Davenporti. Journ. Morph. Vol. 17. 1901.*
Nitsche, H. *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 20. Bd. 1870; 21. Bd. 1871; 25. Bd. Suppl. 1876.*
Oka, A. *Observations on fresh water Polyzoa (Pectinatella). Journ. Coll. Sc. Tokyo. Vol. 4. 1891.*
Ostroumoff, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1886—1887.*
— *Contributions à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires. Arch. slaves de Biologie. T. 1 u. 2. 1886.*
— *Sur le développement du cryptocyste et de la chambre de compensation. Zool. Anz. 27. Bd. 1903.*
Pergens, E. *Untersuchungen an Seebryozoen. Zool. Anz. 12. Bd. 1889.*
Prouho, H. *Recherches sur la larve de la Flustrella hispida. Arch. Zool. exp. gén. (2). T. 8, 1890.*
— *Contribution à l'histoire des Loxosomes. Arch. Zool. exp. gén. (2). T. 9. 1891.*
— *Contributions à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. gén. 2. sér. T. 10. 1893.*
Rabito, L. *Ricerche intorno alla formazione degli statoblasti nei Briozoi d'acqua dolce. Natural. Sicil. (2). Anno 2. 1898.*
Reid, J. *Anatomical and physiological observations on some Zoophytes. Annals Nat. History. Vol. 16. 1845.*
Reinhard, W. *Zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zool. Anz. 3. u. 4. Bd. 1880 u. 1881.*
— *Bau und Entwicklung der Süsswasser-Bryozoen. Abhandl. Nat. Ges. Charkow (Russisch). 15. Bd. 1888.*
Repiachoff, W. *Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*
Robertson, A. *Embryology and embryonic fission in the genus Crisia. Univ. California Publ. Vol. 1. 1904.*
Römer, O. *Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen ectoprocten Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 84. Bd. 1906.*
Salensky, M. *Études sur les Bryozoaires endoproctes. Ann. Sc. Nat. 6. sér. T. 5. 1877.*
Seeliger, O. *Ueber die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 84. Bd. 1906.*

Silbermann, S. *Ueber den feineren Bau von Alcyonidium mytili. Arch. f. Naturg. 72. Bd. 1906.*

Smith, F. A. *Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer. Oefvers. Kgl. Vetenskabs Akad. Förhandl. Stockholm 1865—1867.*

Vigelius, W. J. *Morphologische Untersuchungen über Flustra etc. Biol. Centralbl. 3. Bd. 1883/84.*

— *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 6. u. 8. Bd. 1886 u. 1888.*

Wesenberg-Lund, C. *Biologiske Studier over Ferskvandsbryozoer. Vid. Meddel. Nat. För. Kjöbenhavn. (5). 8. Aarg. 1897.*

Zschiesche, A. *Untersuchungen über die Metamorphose von Alcyonidium mytili. Zool. Jahrb. 28. Bd. Anat. Abt. 1909.*

VI. Pterobranchier.

Allman, G. J. *Rhabdopleura, a new form of Polyzoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 9. 1869.*

Andersson, K. A. *Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition, nebst Bemerkungen über Rhabdopleura. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Expedition. 5. Bd. 1907.*

Bateson, W. *Development of Balanoglossus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24, 25 u. 26. 1884—1886.*

Fowler, G. H. *The morphology of Rhabdopleura. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892.*

— *Notes on Rhabdopleura. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 48. 1904.*

Harmer, S. F. *Hemichordata. Cambr. Nat. Hist. Vol. 7. 1904.*

— *The Pterobranchia. Shiboga Exped. 1899—1900. 26. Mon. Leiden 1905.*

Heider, K. *Zur Entwicklung von Balanoglossus clavigerus. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*

Lankester, E. Ray. *Contribution to the Knowledge of Rhabdopleura. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884.*

Masterman, A. T. *On the Diplochorda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 40. 1898.*

— *On the further anatomy and budding processes of Cephalodiscus. Proc. Ray Soc. Edinburgh. Vol. 39. 1900.*

Mc Intosh, W. C. *Cephalodiscus. Challenger Report. Zool. Vol. 20. 1887.*

Sars, G. O. *On Rhabdopleura mirabilis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 14. 1874.*

Schepotieff, A. *Ueber Organisation und Knospung der Rhabdopleura. Zool. Anz. 28. Bd. 1905.*

— *Die Pterobranchier. Zool. Jahrb. Anat. Abt. I. Rhabdopleura. 23. Bd. 1906. II. Knospung von Rhabdopleura. 24. Bd. 1907. III. Knospung von Cephalodiscus. 25. Bd. 1908.*

Selys Longchamps, M. de. *Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis. Mém. Acad. Belg. (Sep.) Bruxelles 1904.*

Spengel, J. W. *Die Enteropneusten des Golfs von Neapel etc. Fauna u. Flora. Vol. 18. 1893.*

VII. Tunicaten.

Bancroft, F. W. *Variation and fusion of colonies in compound Ascidians. Proc. California Acad. Sc. (3). Vol. 3. 1903.*

Barrois, J. *Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. Anat. et Physiol. T. 21. 1885.*

Beneden, E. van, et Julin, Ch. *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie. Arch. Biol. T. 5. 1884.*

— *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. T. 6. 1887.*

Bonnevie, K. *On gemmation in Distaplia magnilarva and Pyrosoma elegans. No. 4. Norske Nordhavs Exped. 23. Fasc. 1896.*

Brooks, W. K. *Salpa in its relation to the evolution of life. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. 5. 1893.*

— *The origin of the organs of Salpa. Johns Hopk. Univ. Circ. Vol. 12. (Ann. Mag. Nat. Hist. [6]. Vol. 12.) 1893.*

— *The genus Salpa, a Monograph. Mem. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. 2. 1893.*

Caullery, M. *Contributions à l'étude des Ascidiens composées. Bull. Sc. France Belg. T. 27. 1895.*

Chun, K. *Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Bibl. Zool. 1887.*

Delage, Yves, et E. Hérouard. *Procordés. Traité de Zoologie concrète. T. 8. Paris 1898.*

Fernandez, M. *Ueber zwei Organe junger Kettensalpen. Zool. Anz. 32. Bd. 1907.*

Fol, H. *Ueber die Schleimdrüse und den Endostyl der Tunicaten (Aeusserungen über den Polymorphismus bei Doliolum). Morphol. Jahrb. 1. Bd. 1876.*
Ganin, M. *Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*
Garstang, W. *Budding in Tunicata. Scienc. Progress. London. Vol. 3. 1895.*
Gegenbaur, C. *Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*
Giard, A. *Recherches sur les Synascidies. Arch. Zool. exp. gén. T. 1. 1872.*
— *Sur le bourgeonnement des larves d'Astellium spongiforme et sur la Poecilogénie chez les Ascidies. Comp. rend. Acad. Paris. T. 112. 1891.*
Grobben, K. *Doliolum und sein Generationswechsel. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1882.*
Heider K. *Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis. Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt a. M. 18. Bd. 1895.*
— *Ist die Keimblattlehre erschüttert? Zool. Centralbl. 4. Bd. 1897.*
Herdman, W. A. *Tunicata. Challenger Report. P. I—III. Vol. 6. 14. 27. 1882. 1886. 1888.*
Hjort, J. *Ueber den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1893.*
— *Beitrag zur Keimblattlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz. 10. Bd. 1895.*
— *Germ layer studies based upon the development of Ascidia. Norske Nordhavs Exped. 23. Fasc. No. 5. 1896.*
— *und* **Bonnevie, K.** *Ueber die Knospung von Distaplia magnilarva. Anat. Anz. 10. Bd. 1895.*
Julin, Ch. *Recherches sur la blastogénèse chez Distaplia magnilarva. Congr. Internat. Zool. 3. sess. p. 507. 1896.*
— *Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*
Keferstein *und* **Ehlers.** *Zoologische Beiträge. Leipzig 1861.*
Kerb, H. *Regeneration und Ueberwinterung der Ascidien. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin. p. 167—170. 1907.*
— *Biologische Beiträge zur Frage der Ueberwinterung der Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. 72. Bd. 1908.*
Korotneff, A. *Die Knospung der Anchinia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 40. Bd. 1884.*
— *La Dolchinia mirabilis. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1891.*
— *Embryologie der Salpa democratica. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. Bd. 1895.*
— *Zur Entwicklung der Salpen. Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895.*
— *Tunicatenstudien. 1. Knospung des Keimstocks bei den Salpen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1894.*
— *Zur Embryologie von Salpa cordiformis und musculoso-punctata. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 12. Bd. 1896.*
— *Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.*
— *Zur Embryologie von Salpa maxima africana. Zeitschr. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.*
— *Ueber den Polymorphismus von Dolchinia. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.*
— *Notes sur les Cyclomiaires. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 16. Bd. 1904.*
— *Zur Embryologie von Pyrosoma. Biol. Centralbl. 20. Bd. 1900. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 17. Bd. 1905.*
Kowalevsky, A. *Ueber die Knospung bei den Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. 10. Bd. 1874.*
— *Sur le bourgeonnement des Perophora Listeri. Rev. Scienc. nat. Montpellier 1874.*
— *et* **Barrois, J.** *Materiaux pour servir à l'histoire de l'Anchinie. Journ. Anat. et Physiol. T. 19. 1883.*
Krohn, A. *Die Gattung Doliolum und ihre Arten. Arch. f. Naturgesch. 18. Bd. 1852.*
Lahille, F. *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890.*
Lefevre, G. *Budding in Echinascidia. Anat. Anz. 13. Bd. 1897.*
— *Budding in Perophora. Journ. Morph. Vol. 14. 1898.*
Mac Donald, O. *On the anatomical characters of remarkable form of compound Tunicata. Transact. Linn. Soc. Vol. 12. 1859.*
Maurice, Ch., et Schulgin. *Embryogénie de l'Amaroecium proliferum. Ann. Sc. nat. 6. sér. T. 17. 1884.*
— *Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum). Arch. Biol. T. 8. 1888.*
Metcalf, M. M. *On the eyes, subneural gland and central nervous system in Salpa. Zool. Anz. 16. Bd. 1893.*
— *The eyes and subneural gland of Salpa. Mem. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. 2. 1893.*

Metcalf, M. M. *Notes on the morphology of the Tunicata. Zool. Jahrb. Abth. Anat. Ont. 13. Bd. 1900.*
Neumann, G. *Beiträge zum Generationswechsel von Doliolum. Diss. Leipzig 1905.*
— *Doliolum. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. 12. Bd. 1906.*
— *Mittheilungen über eine neue Pyrosomenart der Deutschen Tiefsee-Expedition, nebst Bemerkungen über die Stockbildung und das Wandern der Knospen bei den Pyrosomen. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.*
Oka, A. *Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.*
— *Ueber die Knospung der Botrylliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.*
Perrier, E., *et* **Pizon, A.** *L'Embryon double des Diplosomides et la tachygénèse. Comp. rend. Acad. Sc. Paris. T. 127. 1898.*
— *Tuniciers. Traité de Zoologie. Fasc. 5. Paris 1899.*
Pizon, A. *Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. Ann. Sc. nat. Paris. 7. sér. T. 14. 1893.*
— *Embryogénie de la larve double des Diplosomides. Comp. rend. Acad. Paris. T. 126. 1898.*
— *Nouvelles observations biologiques sur la vie coloniale des Tuniciers fixers (Botryllides). Comp. rend. Acad. Paris. T. 127. 1898.*
— *Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. I. u. II. Bull. Soc. Sc. nat. de l'Ouest. T. 8. 10. Nantes 1899 u. 1900.*
— *L'évolution des Diplosomes (Ascidiés composés). Arch. Zool. exp. 4. sér. T. 4. 1905.*
Ritter, W. E. *On Budding in Goodsiria and Perophora. Anat. Anz. 10. Bd. 1895.*
— *Budding in Compound Ascidians based on studies on Goodsiria and Perophora. Journ. Morph. Vol. 12. 1896.*
Salensky, W. *Ueber die Entstehung der Metagenesis bei den Tunicaten. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.*
— *Morphologische Studien an Tunicaten. 1. Nervensystem. 2. Metamorphose von Distaplia. Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893.*
— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. 1. Diplosoma Listeri. 2. Didemnium niveum. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1895.*
Schultze, S. *Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis und über das Verhältniss der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 33. Bd. 1899.*
Seeliger, O. *Zur Entwicklung der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitz.-Ber. Acad. Wien. 85. Bd. 1882.*
— *Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 19. Bd. 1886.*
— *Die Entwicklung des Generationswechsels der Salpen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.*
— *Die Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 23. Bd. 1889.*
— *Bemerkungen etc. zur Entwickl. der Pyrosomen. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.*
— *Bildung des Zwitterapparates bei Pyrosomen. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892.*
— *Tunicaten. Bronn's Class. u. Ordn. des Thierreichs. 3. Bd. Suppl. 1893—1907.*
— *Die Pyrosomen der Planctonexpedition. Kiel u. Leipzig 1895.*
— *Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896.*
Todaro, F. *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Atti R. Accad. Lincei (2). T. 2. Roma 1875.*
Uljanin, B. *Die Arten der Gattung Doliolum im Golf von Neapel. Fauna u. Flora X. Mon. 1884.*
— *Bemerkungen über die Synascidiengattung Distaplia. Zool. Anz. 8. Bd. 1885.*
— *Metamorphose von Distaplia. Zool. Anz. 8. Bd. 1885.*
Valle, A. Della. *Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli. Mem. Accad. Lincei. Ser. 3. Vol. 10. 1881.*
— *Recherches sur l'anatomie des Ascidiens composées. Arch. Ital. Biol. T. 2. 1882.*
— *Sur le bourgeonnement des Didemnides et Botryllides et sur le type entérocoelien des Ascidies. Arch. Ital. Biol. T. 2. 1882.*
— *Sur le rajeunissement des colonies de la Diazona violacea Sav. Arch. Ital. Biol. Vol. 5. 1884.*

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3779







